THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT
ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

à l'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

Michel CANDAU

pour obtenir le grade de Docteur es-Sciences

STIMULATION PHYSICO-CHIMIQUE ET DÉVELOPPEMENT DU RUMEN

Soutenue le 8 Décembre 1972
devant la Commission d'Examen

Président : M. PASCAUD

Examinateurs : MM. BEAUMONT, DELAGE, RUCKEBUSCH, ZELTER

DACTYLO-SORBONNE
8, rue Casimir Delavigne
PARIS 6e
1973

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543514_0007

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT
ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

à l'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

Michel CANDAU

pour obtenir le grade de Docteur es-Sciences

STIMULATION PHYSICO-CHIMIQUE ET DÉVELOPPEMENT DU RUMEN

Soutenue le 8 Décembre 1972

devant la Commission d'Examen

Président : M. PASCAUD

Examinateurs : MM. BEAUMONT, DELAGE, RUCKEBUSCH, ZELTER

DACTYLO-SORBONNE
8, rue Casimir Delavigne
PARIS 6e
1973

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Je remercie très vivement les membres du jury : Monsieur M. PASCAUD et Monsieur A. BEAUMONT, Professeurs aux Universités de Paris VI et de Paris XI, Monsieur Y. RUCKEBUSCH, Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Monsieur J. DELAGE, Professeur à l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon, Monsieur S.Z. ZELTER, Directeur de Recherches à l'INRA, d'avoir bien voulu se charger de la tâche ingrate qui a été la leur en lisant et en critiquant ce travail.

Je me montrerai d'abord très reconnaissant à l'égard de Monsieur le Professeur M. PASCAUD pour le grand honneur qu'il me fait en acceptant de présider cette thèse, à laquelle il s'est beaucoup intéressé.

Monsieur le Professeur Y. RUCKEBUSCH, qui a très aimablement accepté d'en être le rapporteur, a acquis tout spécialement le droit à ma profonde et respectueuse gratitude. Il m'a fait bénéficier de sa grande habileté expérimentale et c'est grâce à lui que fut réalisée la délicate partie chirurgicale de mes recherches. Il reste pour moi un conseiller éclairé auquel me lie une lourde dette de reconnaissance.

C'est à Monsieur le Professeur J. DELAGE que je dois mon initiation à la Recherche Scientifique et mon orientation vers la Nutrition et la Physiologie. Je le prie d'agréer mon respectueux et fidèle attachement.

Ce travail a été effectué, pour l'essentiel, au Laboratoire de Recherches sur la Conservation et l'Efficacité des Aliments du Centre National de Recherches Zootechniques sous l'autorité de son Directeur, Monsieur S.Z. ZELTER auquel je tiens à rendre hommage. Il m'a beaucoup apporté, non seulement les principes et les méthodes scientifiques, mais, ce qui est encore plus précieux, une amitié de tous les instants. Ses vastes connaissances, son intuition expérimentale et son art de dégager les faits essentiels m'ont été d'un inappréciable secours et d'un exemple que je garde constamment à l'esprit. C'est une bien faible preuve de mon profond attachement que de lui exprimer ici mon affectueuse reconnaissance.

Dans le milieu de mes camarades de Jouy-en-Josas, j'ai trouvé une ambiance amicale et enthousiaste qui me fut d'un précieux appui. Je tiens à remercier et à assurer de mon amitié bien sincère tous ceux, chercheurs, techniciens, ouvriers, qui m'ont aidé dans la poursuite de mes travaux. J'insiste pour exprimer ma reconnaissance à Mademoiselle C. DUMAY, dont l'assistance technique et le dévouement me furent d'un grand secours,

dont l'aide sans réserves m'a fait trouver en elle une véritable collaboratrice.

Depuis plus de deux ans j'ai été affecté à l'Ecole Nationale Supérieure des Sciences Agronomiques Appliquées où je travaille sous la direction de Monsieur le Professeur J.L. TISSERAND. Je lui dois déjà beaucoup et je le remercie de m'avoir soulagé de certaines tâches d'enseignement pour permettre la rédaction de ce mémoire. Je ne voudrais pas oublier l'ensemble de ses collaborateurs dont l'aide a été précieuse pour l'élaboration de ce mémoire.

Je ne saurais, enfin, oublier l'intérêt bienveillant de Monsieur R. FEVRIER, Inspecteur Général de la Recherche Agronomique, qui m'a apporté une contribution directe en mettant à ma disposition les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de mon entière reconnaissance et de mes sentiments respectueux.

Que Monsieur le Recteur J. ROCHE, qui a présenté les Notes destinées à l'Académie des Sciences, trouve, ici, l'expression de ma respectueuse gratitude.

STIMULATION PHYSICO-CHIMIQUE

ET DEVELOPPEMENT DU RUMEN

-:-

S O M M A I R E

Pages

OBJET DU TRAVAIL 8

PREMIERE PARTIE : Les particularités digestives liées au sevrage chez le veau 10

CHAPITRE I . Données anatomiques et fonctionnelles 13

A - Le tube digestif des ruminants adultes 13
1) Particularités anatomiques 13
2) Structure histologique de la paroi du rumen 15

B - La fonction digestive du rumen chez le jeune 16
1) Rappel sur les grands processus de la digestion chez les ruminants 17
2) Evolution de la production d'acides gras volatils au niveau du rumen 19
3) Production d'ammoniaque en fonction de l'âge et du régime 22

CHAPITRE II. Modifications morphologiques et physiologiques lors du sevrage 23

A - Variations pondérales et volumétriques des compartiments digestifs 23
1) Influence de l'âge 23
2) Influence du régime 26

B - Modifications histologiques des réservoirs gastriques des jeunes ruminants 27
1) Développement histologique des "préestomacs" 27
2) Développement de la muqueuse et de la musculeuse du rumen 28

C - Evolution du devenir des métabolites terminaux de la digestion dans le rumen 30
1) Absorption et mécanisme de passage dans le sang 30
2) Activité métabolique de la paroi du rumen 33

CHAPITRE III. Etat de nos connaissances sur le développement de la paroi du rumen .. 34

A - Les théories du développement du rumen chez le jeune ruminant 34

B - Rôle respectif des stimuli d'origine chimique ou physique .. 36

DEUXIEME PARTIE : Nature des techniques utilisées dans nos recherches - Données méthodologiques 38

CHAPITRE I . Conditions générales de l'expérimentation 39

A - Les Animaux 39

B - Régimes alimentaires et chronologie des essais 39

C - Techniques chirurgicales 40
1) Conditions techniques générales 40
2) Fistules ruminale et abomasale 41
3) Isolement fonctionnel du rumen 42

CHAPITRE II . Techniques physiologiques ... 44

A - Prélèvement et échantillonnage du contenu du rumen 44
1) Prélèvement post-mortem 44
2) Prélèvement in vivo sur les animaux porteurs d'une canule du rumen 44

B - Méthode de perfusion 48

C - Enregistrement des phénomènes moteurs 48
1) Mouvements de la mandibule 48
2) Motricité du rumen 48

CHAPITRE III. Les méthodes analytiques 50

A - Technique chromatographique 50
1) Extraction des acides gras volatils 50
2) Chromatographie de partage gaz-liquide des acides gras volatils 52

B - Techniques biophysiques et biochimiques 55
1) Analyse des aliments et des contenus digestifs 55

2) Dosage de l'azote ammoniacal par la méthode de CONWAY 56
3) Dosage de l'acide lactique des ensilages 57
4) Dosage du polyéthylène glycol (P.E.G.), utilisé comme traceur 57

TROISIEME PARTIE : Nature et effets des stimuli chimiques et physiques contenus dans l'ensilage sur le développement du rumen du veau 58

CHAPITRE I . Effets particuliers de l'ensilage chez le veau précocement sevré 59

A - Le sevrage précoce du veau avec une ration à base d'ensilage 61
1) Les conditions du sevrage 61
2) Croissance et niveaux d'ingestion 63
3) Discussion et conclusions 71

B - Développement anatomique du tractus digestif 76
1) Conditions expérimentales 76
2) Modifications morphologiques 80
3) Discussion et conclusions 88

C - Comportement alimentaire comparé de veaux recevant soit du foin, soit de l'ensilage 95
1) Matériel et méthodes 95
2) Résultats 96
3) Discussion et conclusions 109

D - Développement et nature des réactions biochimiques dans le rumen 110
1) Mesures, méthodes d'étude et mise au point d'une technique de digestion in vivo 112
2) Evolution de l'activité métabolique de la population microbienne du rumen 121
- activité fermentaire 121
- production d'acides gras volatils 127
- production d'ammoniaque 138
3) Discussion et conclusions 140

CHAPITRE II . Facteurs responsables du développement du rumen 153

A - Rôle des stimuli chimiques et physiques dans le développement anatomique 153
1) Part respective d'un stimulus chimique ou mécanique sur le développement de la paroi ruminale 154

2) Action de l'ammoniaque sur le développement de la muqueuse du rumen 164
3) Etude critique de la motricité gastrique chez le jeune ruminant 169

B - Evolution histologique de la paroi ruminale chez le veau 177
1) Technique histologique 178
2) Influence du régime et effet des stimuli chimiques et physiques 178
3) Conclusions 181

C - Le développement physiologique du rumen 182
1) Techniques expérimentales 182
2) Stimulation physico-chimique et évolution de la capacité d'absorption du rumen 188
3) Conclusions 194

CONCLUSIONS GENERALES 196

Bibliographie 201

-:-

OBJET DU TRAVAIL

Le rationnement du veau d'élevage est resté longtemps empirique. Dans le but de préciser les méthodes de sevrage les plus rationnelles, de nombreux efforts ont porté sur une meilleure connaissance des particularités digestives du veau.

Le sevrage du jeune ruminant et, notamment, du veau s'appuie sur deux aspects fondamentaux de la digestion chez le jeune:

- Le développement des réservoirs gastriques est différent de ce qu'il est chez l'adulte.
- chez les jeunes animaux, la gouttière oesophagienne se transforme au cours de la tétée en un conduit à peu près clos qui conduit directement les aliments liquides du cardia à l'orifice réseau-feuillet. De ce fait, le jeune ruminant à la mamelle se comporte pratiquement comme un monogastrique ; on ne trouve dans le rumen du jeune qu'une flore lactique simple.

L'objectif du sevrage étant, pour des raisons économiques dont le prix élevé du lait, la transformation rapide du veau en ruminant capable, grâce aux processus microbiens qui se déroulent dans le rumen, d'assimiler une fraction importante des nutriments que renferment les constituants membranaires de l'herbe verte ou conservée, il importe :

- de supprimer le réflexe de la gouttière oesophagienne qui court-circuite le rumen,
- de favoriser une implantation rapide de l'abondante micropopulation du rumen,
- d'assurer un développement adéquat de la structure histo-anatomique de la paroi de cet organe à travers laquelle s'effectue l'absorption des métabolites terminaux de la digestion microbienne (acides gras volatils, ammoniaque, etc...)

Des études déjà anciennes (MEAD et coll., 1924) ont montré que l'ingestion d'aliments grossiers (foin) et d'eau entraîne un développement progressif du fonctionnement normal du rumen et du pouvoir cellulolytique de son contenu. Les produits caractéristiques de la digestion des glucides, i.e. les acides gras volatils ou acides gras à courte chaîne, apparaissent alors en grande quantité. Des études plus récentes (FLATT et coll., 1958) attribuent précisément à ces acides gras volatils un rôle

déterminant dans le développement anatomique de la panse.

Or, il est une méthode de conservation de l'herbe verte par voie fermentaire - l'ensilage -, qui engendre dans l'aliment des produits ultimes de la dégradation microbienne similaires à ceux produits dans le rumen et une microflore qui se retrouve partiellement dans ce réservoir digestif. Cette analogie des phénomènes de fermentation qui se produisent dans une masse végétale conservée par ensilage avec ceux observés dans la panse du ruminant est frappante. Dans les deux cas, les métabolismes glucidique et protidique aboutissent respectivement et pour l'essentiel à la formation d'acides gras à courte chaîne et de produits de protéolyse dont le terme final est l'ammoniaque.

Du fait de la présence dans cet aliment de métabolites issus des catabolismes glucidique et protidique, métabolites dont certains, tels que les A.G.V., sont supposés être des activateurs du développement de cet organe, un fourrage ensilé pourrait-il être une source naturelle de stimuli plus appropriés que le foin pour l'activation rapide et précoce de la mise en fonctionnement normal du rumen d'un veau précocement sevré ?

Après avoir procédé à une étude expérimentale préliminaire du comportement de veaux précocement sevrés à l'égard de l'ensilage comme seul aliment grossier, nous nous sommes attachés à observer l'effet de cet aliment sur les particularités du développement anatomique et physiologique de cet animal au cours de la phase de passage du stade de pseudomonogastrique à celui de polygastrique vrai.

Notre curiosité scientifique ne pouvait être satisfaite qu'en abordant l'étude des facteurs de ce développement. Pour démontrer l'effet spécifique de chacun des stimuli mis en évidence dans l'ensilage, nous les avons faits agir isolément sur de très jeunes veaux au lait, ce qui nous a permis de différencier leurs actions et le mécanisme de ces actions. En démontrant le mode d'action des ensilages et la participation, inconnue jusqu'alors, d'un des métabolites que renferme cette catégorie d'aliments au développement anatomique et physiologique du rumen des veaux en cours de sevrage, nous pensons contribuer à la connaissance des bases nutritionnelles et physiologiques fondamentales d'un problème zootechnique essentiel puisque le sevrage conditionne l'avenir des performances ultérieures des ruminants.

PREMIERE PARTIE

LES PARTICULARITES DIGESTIVES LIEES AU SEVRAGE CHEZ LE VEAU

I N T R O D U C T I O N

Durant le 1er âge, le veau reçoit une alimentation lactée, mais c'est un futur ruminant qui possède en puissance les quatre poches du polygastrique : rumen, réseau, feuillet, caillette. En matière d'alimentation du veau de boucherie, il convient de maintenir l'étape monogastrique par un régime exclusivement lacté. En ce qui concerne le veau d'élevage, auquel nous nous intéressons uniquement, on doit concevoir une seconde phase de durée variable : le sevrage, au cours de laquelle l'apport de lait est progressivement diminué alors que l'animal reçoit parallèlement à volonté des aliments grossiers : concentré et fourrage. Enfin dans une troisième phase, les apports de concentrés sont limités, la consommation de fourrages augmente et on adjoint souvent à la ration d'autres aliments : betteraves, choux, etc... Cette dernière période concerne le polygastrique vrai. La seconde période, qui doit être considérée comme transitoire, correspond au passage de préruminant en ruminant vrai. C'est au cours de cette période que se précisent, en évoluant, certaines caractéristiques du jeune ruminant qui sont à l'origine des différents phénomènes de la digestion, du comportement alimentaire et en conséquence des méthodes d'élevage du veau. Il s'agit :

- du mécanisme de fermeture de la gouttière oesophagienne,
- du développement différentiel de chacune des parties du tractus digestif,
- de son équipement enzymatique,
- de l'implantation de la population microbienne.

Nous ne développerons pas ici les données relatives à l'équipement enzymatique : ce problème ne concerne que la première phase de l'alimentation qui est strictement lactée. Nous précisons toutefois que le veau ne secrète pas de salive avant 1 mois (KAY 1958) et qu'il faut attendre 4 à 8 mois pour que la salive soit secrétée aussi rapidement que chez l'adulte. On sait de plus qu'elle ne contient pas d'amylase. De très nombreux travaux portent sur l'équipement enzymatique du veau donc la connaissance précise est indispensable pour la mise au point des aliments artificiels d'allaitement. L'utilisation des matières grasses de substitution est généralisée grâce à des études sur

l'activité enzymatique des différentes lipases = estérase prégastrique (YOUNG et coll., 1960), lipase pancréatique (HUBER et coll., 1958) et sur le rôle de la bile dans la digestion et l'absorption des lipides (ISAKSSON, 1954 - HOFFMAN, 1966). L'addition de certains glucides dans les laits artificiels est fonction du potentiel enzymatique du tube digestif. Les principales recherches ont porté sur l'amylase pancréatique (THIVEND, 1968), l'amylase et la lactase intestinales (DOLLAR et PORTER, 1959), la maltase intestinale (HUBER et coll., 1961). Le remplacement de la poudre de lait écrémé par d'autres sources azotées est partiellement dépendant de leur hydrolyse enzymatique par la pepsine (BERRIDGE et coll., 1943-1944, HENSCHEL et coll., 1961) et le complexe trypsine - chymotrypsine pancréatique (GORRILL et coll., 1967).

Après quelques rappels sur la physiologie digestive des ruminants, nous analyserons de façon détaillée l'état de nos connaissances sur les aspects histo-anatomiques et physiologiques du développement du tractus digestif et plus particulièrement ceux concernant le réservoir gastrique ayant une importance primordiale dans la digestion des aliments chez les ruminants : le rumen.

CHAPITRE I - DONNEES ANATOMIQUES ET FONCTIONNELLES

A - Le tube digestif des ruminants adultes :

1) Particularités anatomiques :

Elles sont abondamment décrites dans de nombreux ouvrages (SISSON et GROSSMAN - 1953, SCHUMER et NICKEL - 1960, MAY - 1964, DOUGHERTY - 1965, LE BARS, JACQUOT et SIMMONET - 1960).

a) L'estomac des polygastriques est constitué de quatre compartiments dont 3 préestomacs (le rumen, le réseau et le feuillet) et un estomac vrai (la caillette) qui occupent les trois quarts de la cavité abdominale.

Le réseau ou réticulum, organe globuleux, est situé en région sus-sternale, transversalement au plan médian. Sa grande courbure convexe constitue le bord inférieur, sa petite courbure concave ou bord supérieur est presque verticale. Sa surface intérieure est tapissée par une muqueuse présentant des cloisons de trois ordres, de tailles décroissantes limitant des alvéoles; ces différentes cloisons sont recouvertes de papilles cornées rugueuses. Il a un rôle fonctionnel très important dans la création de la motricité réflexe des autres organes gastriques.

Le rumen, en communication large avec le réseau par l'orifice rumino-réticulaire, est un vaste réservoir qui représente 80 % de la masse totale de l'estomac. Il occupe à lui seul plus de la moitié gauche de la cavité abdominale et s'étend du diaphragme à l'entrée du bassin. Sa face externe gauche est plaquée contre la paroi abdominale correspondante tandis que sa face droite est en rapport avec la masse abdominale. De forts replis pariétaux (les piliers longitudinaux) le compartimentent en sac ventral et dorsal : transversalement un pilier antérieur délimite en région crâniale l'atrium du rumen. Un pilier postérieur et deux piliers coronaires dorsal et ventral délimitent en région postérieure les vessies coniques dorsales et ventrales. La surface intérieure de l'organe, à l'exception de la surface des piliers charnus, est constituée par un épithélium stratifié corné, hérissé de papilles de forme variable, nombreuses, serrées les unes contre les autres, particulièrement abondantes et volumineuses dans la région de l'atrium.

La jonction gastro-oesophagienne ou cardia est située en région dorsale à la limite du réseau et du rumen et orientée en bas et à droite. Elle est prolongée par un double bourrelet musculaire constituant une gouttière à disposition spiroïde, la gouttière oesophagienne. Un orifice sphinctérien lui fait suite, l'orifice réticulo-omasal. Au-delà, un conduit parfois nommé "gouttière du feuillet", résultant de l'adossement de la paroi du feuillet et de celle de la caillette, débouche par un bord épais qui surplombe la caillette.

Le feuillet ou omasum est un organe globuleux situé au-dessous et à droite du réseau, oblique de haut en bas, d'arrière en avant. Il est cloisonné par une série de lames muqueuses, minces en forme de croissant, fixées par leur bord supérieur sur la grande courbure et les faces latérales de l'organe. Leurs hauteurs respectives et leur disposition régulière les ont fait classer en lames de 1er, 2e, 3e et 4e ordre. La caillette ou abomasum communique avec le feuillet par un large orifice béant et irrégulièrement arrondi, limité par des plis muqueux nombreux issus de la caillette et disposés à la manière d'une valvule. Elle est le seul réservoir secrétoire des ruminants. Sorte de sac piriforme, elle présente dans sa lumière des replis pariétaux non effaçables à disposition spiroïde et dirigés vers le pylore. Le cul de sac antérieur ou fundus représente la partie la plus large de la caillette. Il repose sur la paroi abdominale inférieure en position xiphoïdienne. Sa face supérieure est recouverte par le réseau et y adhère par l'intermédiaire d'un tractus conjonctivo-fibreux. Le corps de la caillette prolonge vers l'arrière le cul de sac antérieur dont il se distingue par ses dimensions transversales plus réduites. Couché sur la paroi abdominale inférieure, il est situé entre celle-ci et le bord inférieur du rumen. Le corps de la caillette fait un angle de 90º avec le fundus et se continue par l'extrémité pylorique. Cette dernière partie dont le diamètre diminue progressivement vers le duodenum est d'abord comprise entre le bord inférieur du rumen et le feuillet puis elle longe le feuillet et se dirige à angle droit en région dorso-lombaire. La caillette est séparée du duodénum par un sphincter pylorique marqué par un épaississement pariétal et un repli annulaire de la muqueuse. La cavité de la caillette est tapissée par une muqueuse glandulaire, molle, spongieuse et plissée sur toute son étendue, toujours recouverte de mucus et secrétant le suc gastrique.

b) La gouttière oesophagienne est un conduit demi-cylindrique dont les lèvres sont tournées vers le bas, c'est-à-dire ouvertes au-dessus du rumen. Ces deux lèvres, en se contractant, se rapprochent et la gouttière, qui par suite de cette contraction a pris la forme d'un canal, relie directement l'oesophage au feuillet et court-circuite donc le rumen. L'ingestion d'aliments solides (concentré, fourrage) n'entraîne pas la contraction de la gouttière oesophagienne ; il s'en suit que ces aliments tombent dans le rumen. Le lait, au contraire, déclenche la ferme-

ture de la gouttière ; il est donc dirigé directement vers la caillette (SHALK et AMADON 1928). Cette fermeture met en jeu un arc réflexe : le nerf sensitif est le laryngé supérieur qui reçoit le stimulus au niveau du pharynx. Le nerf moteur est la branche dorsale du pneumo-gastrique (COMLINE et TITCHEN,1961). Les phénomènes contractiles responsables de la fermeture de la gouttière oesophagienne ont été analysés par électromyographie chez l'agneau et le veau par KAY et RUCKEBUSCH (1971). Cette fermeture s'effectue en deux temps. Elle comprend le simple raccourcissement des lèvres droite et gauche, assurant une fermeture partielle avec passage direct vers la caillette de plus de 40 % du volume liquide administré. Elle devient complète dans le cas d'une torsion des lèvres, en particulier de la lèvre droite dont l'activité contractile devient prépondérante. On retrouve dans ce cas 90 % du liquide ingéré dans l'abomasum. Le passage direct des liquides s'accompagne, au cours de la tétée, d'une inhibition passagère et immédiate de la motricité du réseau et du rumen indépendante de toute inhibition plus tardive liée à la distension abomasale.

c) La masse intestinale est rejetée du côté droit par suite du développement important du complexe gastrique. L'intestin grêle est rattaché au bord libre du grand mésentère le long duquel il se dispose en se plissant sur lui-même un très grand nombre de fois. On distingue successivement le duodénum d'abord ascendant puis longitudinal en région sous-dorso-lombaire et enfin descendant, le jéjunum circonvolutionné un grand nombre de fois, et l'iléon dont la portion terminale rectiligne s'achève dans le caecum.

Le gros intestin présente quelques caractéristiques spécifiques. Son volume est faible par rapport à celui du gros intestin d'autres herbivores (cheval). Le caecum est un cul de sac lisse, recevant l'iléon par la valvule iléo-caecale et se prolongeant par le colon. Ce dernier comporte deux parties distinctes : le colon sigmoïde de fort calibre, qui décrit une double inflexion se déroulant dans le sens ventro-médian et de droite et gauche, et le colon spiral de diamètre inférieur qui s'enroule sur lui-même en 3 spires centripètes et 3 spires centrifuges entre les lames du grand mésentère. Après une boucle autour du duodénum, le colon terminal et le rectum sont à peu près rectilignes jusqu'à l'anus.

2) Structure histologique de la paroi du rumen :

La structure histologique générale du rumen des ruminants adultes a été décrite avec précision, pour le mouton, par TRAUTMAN et FIEBIGER (1957), DOBSON et coll. (1956). La surface du rumen est recouverte de papilles, variables en formes et dimensions selon les différentes zones de l'organe, mais généralement

coniques ou en forme de langue.

Les papilles d'aspect typique sont constituées d'un axe central formé de fibres collagènes denses, entourées d'un épithélium stratifié, et contenant des vaisseaux et capillaires sanguins et lymphatiques. Cet axe central s'enfonce dans l'épithélium en se diverticulant pour former des "corps papillaires" similaires à ceux rencontrés au niveau de la peau (MAXIMOWA et BLOOM 1947). La nomenclature utilisée pour la description de l'épithélium et de ses assises cellulaires est analogue à celle en vigueur pour la peau.

Quatre couches cellulaires peuvent être identifiées dans l'épithélium ruminal : stratum basale, stratum spinosum, stratum granulosum et stratum corneum. Des observations récentes en microscopie électronique ont permis de mieux les définir (STEVEN et MARSHALL 1970). La couche basale de l'épithélium (stratum basale), adjacente aux capillaires des "corps papillaires" est formée de cellules cylindriques dont le grand axe est perpendiculaire à la membrane basale. La limite entre les deux assises intermédiaires suivantes est indistincte. Il est cependant possible de distinguer dans les couches les plus profondes des cellules ovoïdes (stratum spinosum) dont le réticulum endoplasmique commence à se remplir de petits granules. Cette accumulation s'accentue au fur et à mesure que les cellules ont une forme plus plate et une disposition horizontale par rapport à la lumière ruminale (stratum granulosum). Les espaces intercellulaires sont également de plus en plus réduits pour disparaître dans les assises les plus extérieures. La transition avec le stratum corneum formée de cellules desquamantes kératinisées est abrupte : les espaces intercellulaires sont à nouveau visibles. La dégénération des noyaux commencée dans la stratum granulosum atteint son maximum et peu se retrouvent dans cette assise cellulaire.

Les cellules de l'épithélium et surtout celles de l'assise basale renferment de très nombreuses mitochondries orientées selon le grand axe de ses cellules cylindriques. Il n'y a pas de muscularis mucosae et la limite entre la muqueuse et la sous-muqueuse n'est donc pas bien définie. La tunique musculeuse est formée de deux couches distinctes de muscles lisses : l'une interne dans laquelle les fibres ont une direction annulaire, l'autre externe à fibres longitudinales. La tunique externe est une séreuse contenant des tissus adipeux, des vaisseaux sanguins de grande taille et des nerfs.

B - La fonction digestive du rumen chez le jeune.

Au moment de la naissance, le jeune ruminant possède un tractus digestif stérile mais une flore à dominance de lactobacilles (MACKAY et OXFORD 1954 - MANN et OXFORD 1954) s'installe immédiatement : elle atteint son maximum le 2e jour pour diminuer

jusqu'au 14e jour où elle se stabilise. Ces lactobacilles présents tout au long du tube digestif sont surtout nombreux dans la caillette et le caecum où on en dénombre 10^7 à 10^8 et 10^8 à 10^{10} respectivement par gramme de contenu frais.

Tant que le jeune est maintenu à une alimentation lactée, pratiquement aucune particule alimentaire ne pénètre dans le rumen, court-circuité grâce au réflexe de la gouttière oesophagienne. Mais, dès que le veau commence à ingérer des aliments solides (concentré, fourrage) et de l'eau, on constate l'apparition d'une faune de protozoaires suivie d'une population bactérienne aérobie et enfin de microorganismes anaérobies cellulolytiques (BRYANT et coll. 1958). Le fonctionnement normal du rumen va ainsi apparaître, les microorganismes se développant, l'activité cellulolytique s'accroissant et la rumination prenant les caractéristiques de l'adulte.

1) Rappel sur les grands processus de la digestion chez les ruminants :

Les aliments grossièrement mastiqués une première fois, fortement insalivés, tombent dans le rumen où ils viennent se mélanger avec les résidus de plusieurs repas antérieurs dont la dégradation n'est pas complètement achevée.

La digestion microbienne, la seule qui existe du fait de l'absence de glandes digestives dans le rumen et d'enzymes dans la salive, commence alors son action fractionnant les ingesta en particules de plus en plus fines et attaquant les principes nutritifs alimentaires. Cette digestion est facilitée par la régurgitation du bol alimentaire qui subit une seconde mastication dite mérycique permettant une insalivation plus poussée, ce qui assure au rumen son pouvoir tampon et la constance de son pH (aux environs de 7).

La cellulose et, d'une manière générale, les glucides sont dégradés en acides gras volatils immédiatement résorbés. Parallèlement, il y a production de gaz (CH_4, CO_2, etc ...) qui sont éliminés par éructation, ce qui représente une perte inévitable. La proportion relative des acides gras volatils formés dépend de la nature du substrat, c'est-à-dire du régime alimentaire. La fermentation des glucides simples donne en général plus d'acide propionique que l'acide acétique (JARRIGE 1953). L'existence, dans ce cas, d'un pH assez bas s'expliquerait par l'importance de la fermentation intermédiaire de type lactique.

L'énergie fournie par la dégradation des glucides sert, par ailleurs, à la synthèse microbienne qui revêt une importance particulière dans le métabolisme microbien des matières azotées alimentaires. Parmi ces matières azotées, les protéines peuvent traverser le rumen sans être remaniées par la microflore, cette résistance à l'attaque des bactéries étant liée principalement

à leur structure physico-chimique (Mc DONALD, 1954), ou subir l'action des microorganismes. Elles sont alors dégradées en acides aminés libres, puis en ammoniac. Cet ammoniac formé s'ajoute à l'ammoniac provenant de l'azote soluble de la ration. Si les glucides solubles sont en quantité suffisante pour fournir les chaînes carbonées et l'énergie nécessaire, il y a synthèse d'acides aminés puis de protéines microbiennes (PEARSON et SMITH 1943 a, b, c), l'ammoniac en excès est absorbé à travers la paroi du rumen, y est métabolisé pour une part et transporté au foie par la veine porte où il est transformé en urée éliminée par les urines ou recyclé dans le rumen soit par la salive, soit par diffusion épithéliale (HOUPT et HOUPT, 1968). La protéosynthèse microbienne assure la formation de protéines de haute valeur biologique (Mc NAUGHT et coll. 1954, REED et coll. 1949, PURSER 1966) pour le ruminant hôte avec lequel la micropopulation ruminale vit en symbiose.

Le résultat de la digestion microbienne dans le rumen est la dégradation d'environ 85 % de la matière sèche totale digestible, 80 % de la cellulose vraie (glucides membranaires), 100 % des glucides cytoplasmiques, 85 % des protides.

Lorsque les ingesta sont réduits en particules suffisamment fines pour ne pas exciter les zones réflexogènes du cardia et de la gouttière oesophagienne, ils passent dans le feuillet. Une intense résorption d'eau et une légère absorption d'acides gras volatils se produisent. Arrivé dans la caillette qui fonctionne comme l'estomac des monogastriques, le bol alimentaire subit une réhydratation par suite d'une sécrétion importante de sucs digestifs (acide chlorhydrique, ions, pepsines) qui assurent une attaque enzymatique des résidus alimentaires et des microorganismes provenant des réservoirs antérieurs ; le suc gastrique est essentiellement protéolytique. Cette attaque enzymatique se poursuit dans le duodénum où les actions digestives sont très importantes par suite de l'apport de bile et de suc pancréatique (nouvelle hydratation, fin de la protéolyse, amylolyse) Les produits de l'hydrolyse sont résorbés (acides aminés libres, glucose, acides gras + glycérol, sels minéraux).

Dans le caecum, se produit une nouvelle intervention de la microflore digestive se traduisant par la production et l'absorption d'acides gras volatils et d'eau. Cette résorption d'eau, de sels minéraux, d'acides gras volatils se poursuit dans le colon, la teneur en matière sèche du chyme augmentant pour devenir maximale dans les fécès.

La digestion chez les ruminants est donc caractérisée par une digestion microbienne intense suivie d'une hydrolyse enzymatique.

Deux aspects de la digestion microbienne vont retenir notre attention chez le jeune ruminant : la production d'acides

gras volatils et la production d'ammoniaque. Tout ou partie de ces métabolites terminaux de la digestion des glucides et des matières azotées sont absorbés à travers la paroi du rumen et nous verrons par la suite l'importance que ce phénomène représente pour le développement du rumen.

2) Evolution de la production d'acides gras volatils au niveau du rumen :

Les acides gras volatils, nutriments énergétiques des ruminants adultes, proviennent essentiellement de la digestion. microbienne des matières cellulosiques. Quel que soit le régime au cours des premières semaines, la concentration en acides gras volatils du jus de rumen, 3 heures après le repas, augmente pour atteindre des niveaux sensiblement constants et voisins de ceux qu'on trouve chez l'adulte entre 5 et 8 semaines (NDUMBE et coll. 1964, Mc CARTHY et coll. 1956, CONRAD et coll. 1958, GODFREY 1961) - Graphique 1.

C'est la suppression totale du lait qui conditionne avant tout l'obtention d'un niveau constant d'acides gras volatils dans le rumen, indépendamment de la quantité totale de lait distribuée (NDUMBE et coll. 1964).

Mais le régime a une influence très importante sur la production d'acides gras volatils :

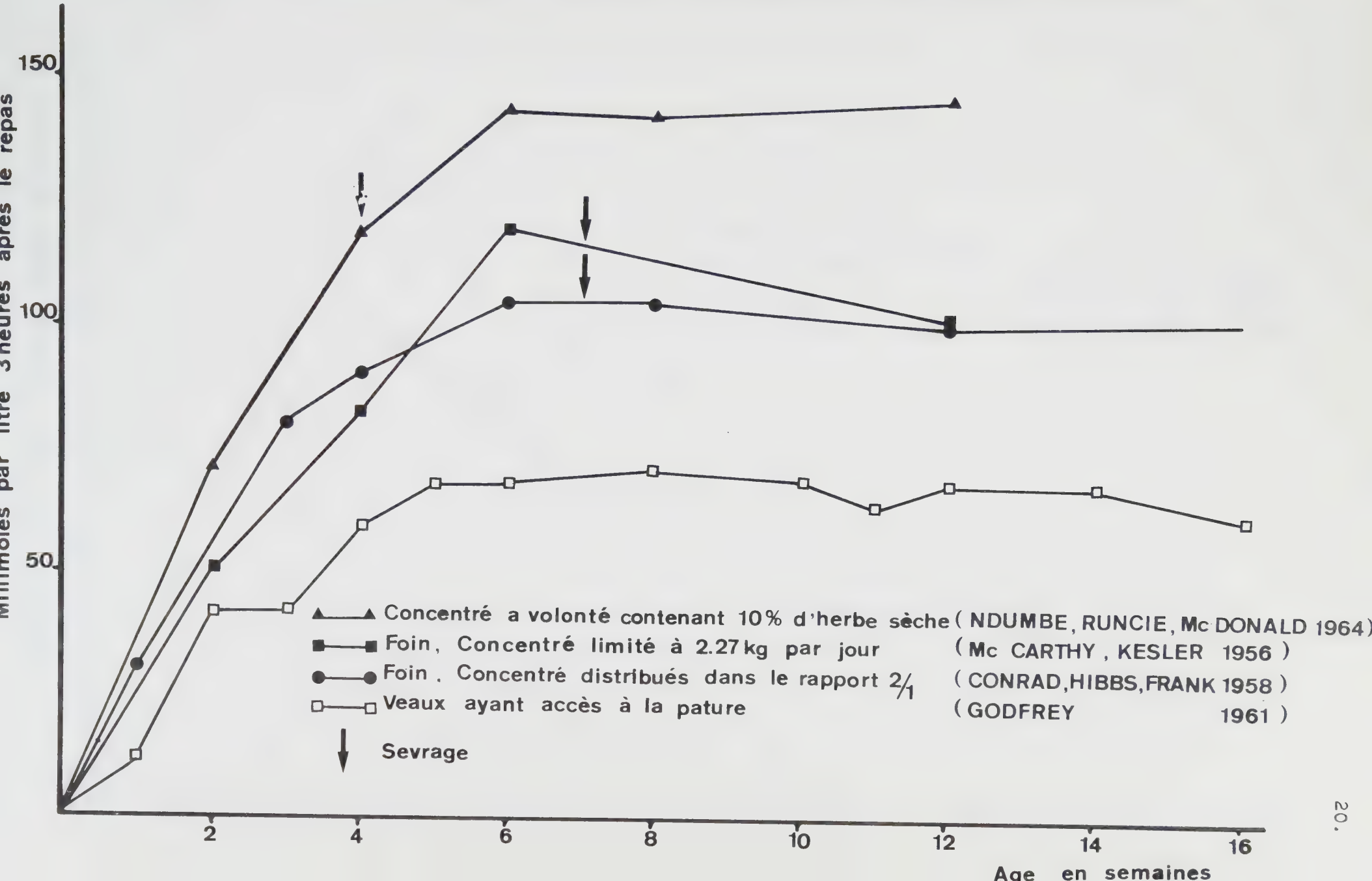
- pour des régimes riches en concentrés, la concentration du jus de rumen en acides gras volatils, 3 heures après le repas, est beaucoup plus élevée que pour les régimes à base de foin (STOBO et coll. 1966) (tableau 1)

TABLEAU I.- Influence du rapport $\frac{\text{foin}}{\text{concentré}}$ sur les concentrations du jus de rumen en A.G.V. 3 heures après le repas, sur les taux d'A.G.V. et de glucose sanguin. STOBO et coll. 1966.

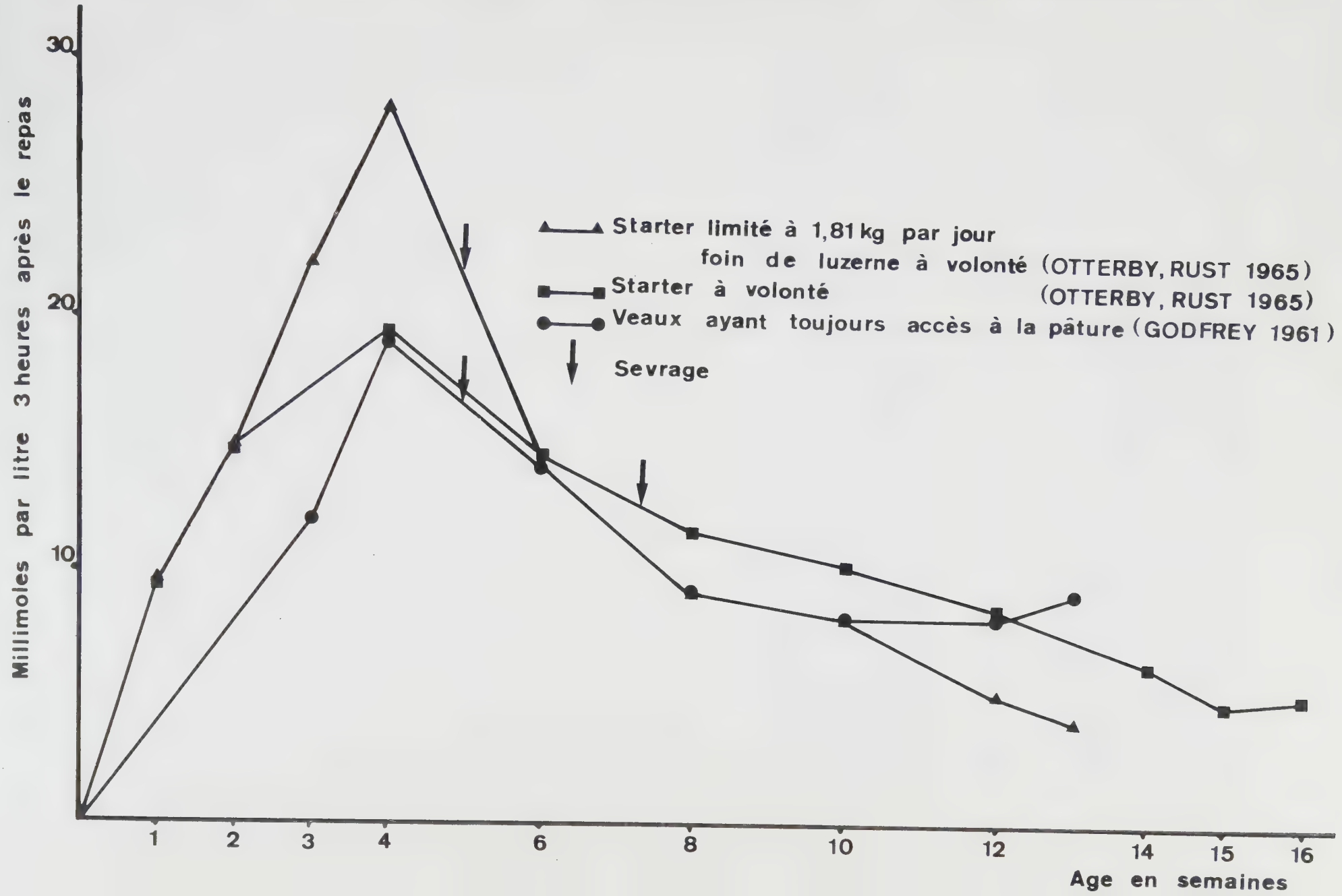
Age (jours)	Régime	AGV rumen moles / l	pH Jus rumen	AGV du sang mg/100 ml	Glucose sanguin mg/100 ml
Jusqu'à	$\frac{C}{F} = \frac{9}{1}$	91,4	6,1	1,45	88,6
82 jours	$\frac{C}{F} = \frac{1}{3}$	76,9	7,1	2,12	66,0
110 (1)	concen-	109,6	5,9	0,92	93,2
	tré foin	72,8	7,1	1,58	73,1
	concen-	107,1	5,8	1	87,8
	tré foin	46,8	7,4	1,25	56,1

(1) Régime de 82 jours à 110 jours.

GRAPHIQUE 1 PRODUCTION TOTALE D'A.G.V. EN FONCTION DE L'AGE ET DU REGIME



GRAPHIQUE 2 PRODUCTION D'AMMONIAQUE EN FONCTION DE L'AGE ET DU REGIME



- avec des régimes de sevrage à base d'ensilage, on peut faire l'hypothèse en raison des propriétés très particulières de cet aliment, de modifications importantes dans les quantités d'acides gras volatils produits à un instant post-prandial donné. La répartition molaire des différents acides gras volatils devrait être également spécifique de tels régimes, tout comme elle l'est avec des régimes riches en concentrés pour lesquels, par rapport à des régimes à base de foin, la proportion d'acide acétique diminue, celle d'acide propionique augmente, celle d'acide butyrique variant peu.

3) Production d'ammoniaque en fonction de l'âge et du régime :

Quel que soit le régime, la teneur en ammoniaque du contenu ruminal diminue à partir de 3-4 semaines pour se stabiliser vers 12-14 semaines (OTTERBY et coll. 1965, GODFREY 1961) (graphique 2), lorsque l'utilisation de NH_3 pour la protéosynthèse bactérienne est optimale. Auparavant, la concentration en ce nutriment est élevée et il est susceptible d'être en partie absorbé, du moins si la capacité d'absorption du rumen est suffisamment développée.

CHAPITRE II - MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES LORS DU SEVRAGE

Chez les jeunes veaux, nourris au lait, le rumen est une poche gastrique non fonctionnelle, de taille très réduite et court-circuité par le fonctionnement de la gouttière oesophagienne. Dès que l'animal ingère des aliments solides, cet organe se développe avec rapidité, mais il n'est pas le seul à subir d'importantes modifications pondérales, volumétriques et histologiques.

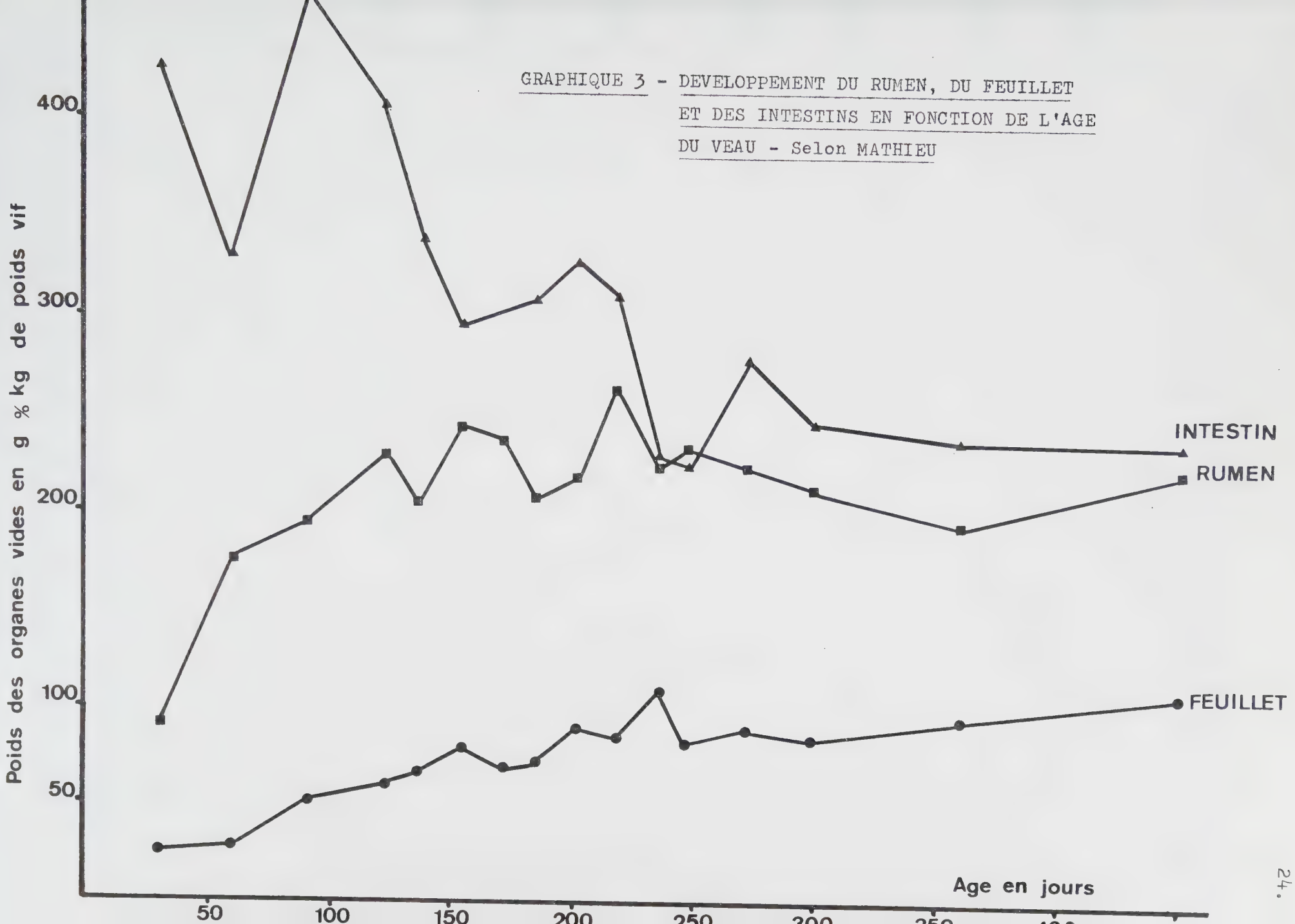
A - Variations pondérales et volumétriques des compartiments digestifs.

A la naissance (SISSON et GROSSMAN 1953), la caillette est le compartiment gastrique le plus important chez le veau (volume Rumen + Réseau / volume Caillette = 0,5 et volume Rumen + Réseau / volume total des estomacs = 1/3). Les papilles du rumen sont rudimentaires (WARNER et coll. 1956) et l'absorption à ce niveau est sans doute très faible (SUTTON et coll. 1963). On est en présence d'un pseudomonogastrique. Le passage à l'état de polygastrique implique un développement histoanatomique du tractus digestif : augmentation importante de la capacité de ses compartiments et modifications de leurs parois. Cette évolution est fonction de l'âge de l'animal et du régime qu'il reçoit.

1) Influence de l'âge :

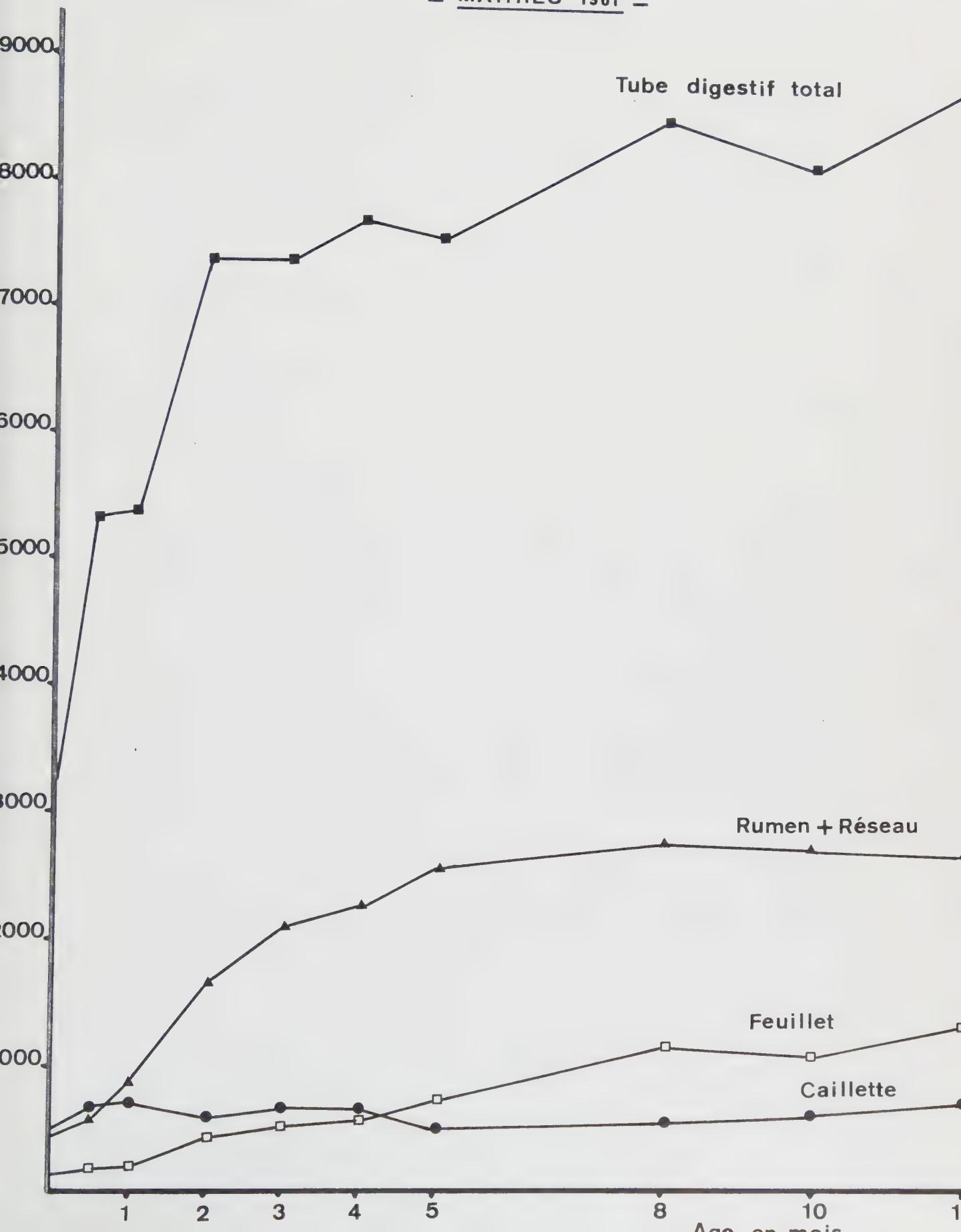
Le développement du tube digestif dans son ensemble et plus précisément des réservoirs gastriques s'accompagne de modifications importantes de la paroi de ces organes : GODFREY (1961), relevant le poids moyen à l'état frais de la paroi des quatre réservoirs gastriques de veaux sacrifiés à des âges différents (veaux de race Jersiaise ayant libre accès à l'herbage) montre que, de la naissance à 17 semaines, le poids de l'animal est multiplié par 3,3, celui du rumen-réseau par 21, celui du feuillet par 14, alors que le poids de la caillette n'est que triplé. Ce développement pondéral est donc différentiel selon les compartiments digestifs considérés. MATHIEU (1961) a précisé,

GRAPHIQUE 3 - DEVELOPPEMENT DU RUMEN, DU FEUILLET ET DES INTESTINS EN FONCTION DE L'AGE DU VEAU - Selon MATHIEU



GRAPHIQUE 4 DEVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF TOTAL ET DES RESERVOIRS GASTRIQUES EN FONCTION DE L'AGE

– MATHIEU 1961 –



sur des veaux ayant reçu 400 kg de lait en 13 semaines du concentré et du foin, les vitesses de croissance propres à chaque partie du tube digestif en fonction de l'âge (graphiques 3-4)

On observe, pour le tube digestif total, une croissance allométrique très rapide de la naissance à 2 mois, faible de 2 à 8 mois, isométrique de 8 à 12 mois ; pour l'ensemble rumen-réseau allométrique positive jusqu'à 5 mois, isométrique ensuite ; pour le feuillet allométrique positive faible jusqu'à 8 mois, isométrique ensuite ; pour la caillette isométrique quel que soit l'âge. Parallèlement à cette évolution pondérale, la capacité des réservoirs gastriques augmente avec l'âge, l'augmentation en volume la plus notable étant celle du rumen. Peu d'études se sont cependant attachées à préciser ce critère devant les difficultés et les imprécisions de la technique de mesure du volume des compartiments gastriques (FLATT et coll. 1959).

Mais, dans ce processus complexe du développement des réservoirs gastriques, un rôle important est dévolu aux facteurs alimentaires.

2) Influence du régime :

La croissance allométrique du rumen-réseau et du feuillet est liée à l'ingestion d'aliments solides (TAMATE 1956, 1957, WARNER 1961). En comparant deux régimes de sevrage précoce (200 litres de lait distribués en 7 semaines et 400 litres en 13 semaines) à un régime exclusivement lacté (1000 litres en 13 semaines), le rumen et le feuillet sont les seuls réservoirs gastriques affectés. Leur développement est d'autant plus rapide que le veau consomme des aliments solides plus précocement et ne se produit pas chez le veau recevant un régime lacté (MATHIEU, 1961):le rumen et la caillette ont alors tous deux une croissance presque isométrique. Le sevrage précoce accélère donc la phase de croissance rapide du rumen et la période la plus favorable au développement des estomacs se situe entre le 1er et le 2e mois. C'est à cette époque qu'il faut favoriser au maximum la consommation d'aliments solides.

La nature de ces aliments est un facteur important et notamment le rapport foin/concentré : WARNER et coll. (1956) STOBO et coll. (1966) ont précisé ce facteur en abattant à 12 semaines des veaux recevant des quantités variables de concentré et ayant été sevrés à 5 semaines (tableau 2).

TABLEAU 2.- Influence du régime sur les volumes et poids du rumen-réseau et du feuillet (STOBO et coll. 1966)

Maximum de concentré (Kg/j)	0,45	0,91	1,36	1,81	2,27	Valeur à 3 semaines
Nombre de veaux	6	6	6	6	6	6
Poids vif vide (kg)	45,3	50,1	56,1	65,7	65,4	34,6
Volume déplacé en litre (l)						
Réseau rumen	33,1	29,0	25,2	16,5	17,9	2,9
Feuillet	0,9	1,0	0,9	0,7	0,6	0,7
Poids frais des organes (g)						
Réseau rumen	1678	1804	1803	1885	2200	244
Feuillet	397	498	475	428	410	54

(1) Veaux abattus à 12 semaines.

Plus la ration est riche en concentrés, plus le développement pondéral des réservoirs gastriques (rumen-réseau et feuillet) est important alors que l'évolution des volumes varie en sens inverse. C'est donc un régime à base de fourrages qui augmente le plus la capacité des réservoirs gastriques et un régime à base de concentrés leur poids. La question se pose de savoir s'il s'agit d'un développement global ou si la croissance affecte plus spécialement une partie de la paroi du rumen, muqueuse et musculeuse notamment.

B - Modifications histologiques des réservoirs gastriques des jeunes ruminants :

1. Développement histologique des "préestomacs" :

Le développement histologique général de la paroi du rumen est sous la dépendance, en grande partie, de l'âge de l'animal (WARDROP 1961a) mais la structure de cet organe varie dans le dé-

tail sous l'influence du régime que reçoit le jeune (WARDROP 1961b). La nature des matériaux solides ingérés affecte notamment la stratum granulosum et la stratum corneum. Par rapport au régime lacté exclusif, ces couches de cellules sont moins épaisses chez les animaux nourris au lait que chez ceux recevant des fourrages grossiers ; les corps papillaires sont également moins développés. Bien que les fourrages stimulent le développement de la stratum corneum, l'épaisseur de cette couche est néanmoins déterminée par l'importance de l'usure qu'ils entraînent, laquelle dépend de leur nature (BROWNLEE 1956). En accord avec les observations de TRAUTMANN (1932), les régimes à base de concentrés retardent la cornification de l'épithélium (TAMATE et coll. 1962).

La stratum corneum est développée normalement dans le réseau,même chez les animaux au régime lacté. Le régime à base d'aliments solides accuse néanmoins son développement : stratum corneum et stratum granulosum plus importantes ; la nature du régime a peu d'effet sur l'aspect de la muqueuse réticulaire.

La surface omasale n'a son aspect habituel que si les animaux ingèrent des aliments solides : importance des feuillets, grandeur des papilles coniques sur chaque lamelle, épaisseur de la stratum corneum.

Une maturation importante des cellules glandulaires de la zone fundique de l'abomasum survient durant les trois premiers jours après la naissance (HILL 1956). Ces glandes ne se développent plus sauf si les animaux ingèrent des aliments solides qui stimulent parallèlement le développement de l'épithélium ruminal (TAMATE et coll. 1964).

2. Développement de la muqueuse et de la musculeuse du rumen :

A la naissance, la muqueuse du rumen est recouverte de papilles petites et coniques. Cette surface épithéliale voit son aspect évoluer lorsque l'animal ingère des aliments solides : les papilles sont plus longues, plus larges et prennent une forme de langue ou de palette. L'ingestion d'aliments solides stimule donc le développement de la muqueuse du rumen dont l'épaisseur augmente considérablement (BROWNLEE 1956). Chez des veaux à la naissance, la muqueuse du rumen représente 47 % du poids de la paroi entière de l'organe (FLATT et coll. 1959), elle régresse légèrement 44 %, lorsque le régime est lacté (TAMATE et coll. 1962) et son importance atteint des valeurs élevées pour des régimes secs (60 %). Ce développement de la muqueuse va de pair avec une croissance des papilles. Or ce développement dépend de la composition de la ration (tableau 3).

TABLEAU 3.- Variations de l'épaisseur de la couche musculaire de la paroi du rumen et de la taille des papilles en fonction de la consommation de concentrés d'après STOBO et coll. 1966

	R E G I M E S					Valeurs initiales à 3 semaines
	1	2	3	4	5	
Consommation de concentrés (Kg/j)	0,45	0,91	1,36	1,81	2,27	
Epaisseur de la couche musculaire (mm)	2,2	2,2	2,3	2,8	2,6	1,4
Longueur des papilles (mm)	4,2	5,2	5,5	7,4	7,4	2,1
Poids d'une section de 6 x 6 cm de la paroi du rumen	23,3	24,3	29,2	33,9	39,2	

Lorsque la quantité de concentré dans le régime augmente (STOBO et coll. 1966), les papilles sont plus longues, plus nombreuses, l'épaisseur de la muqueuse est plus élevée. Ce développement n'est accompagné que d'une augmentation relativement faible de la couche musculaire. Ceci est un phénomène assez général (tableau 4) et la couche musculeuse est d'autant plus développée que la quantité d'aliments grossiers dans la ration est importante (WARNER et coll., 1960).

TABLEAU 4.- Influence du régime sur les développements de la muqueuse et de la couche musculeuse
WARNER, HARRISON et SANDER (1960)

	Nombre de veaux	Couche musculeuse	Muqueuse	Total	Longueur des papilles en mm
		g/dm2			
90 % foin (1)	4	2,56	2,01	4,57	4,1
90 % concentré (1)	4	2,02	2,25	4,27	7,5
Lait (1)	2	1,38	0,60	1,98	< 1
Lait + copeaux (1)	2	2,28	0,85	3,13	< 1
Inverse (2)	4	1,75	1,00	2,75	< 1

(1) Veaux abattus à 16 semaines
(2) Foin ou concentré jusqu'à 16 semaines, lait de 16 à 37 semaines.

C - Evolution du devenir des métabolites terminaux de la digestion dans le rumen :

1. Absorption et mécanisme de passage dans le sang :

De très nombreux auteurs ont établi de façon définitive l'existence d'une absorption sanguine des acides gras volatils au niveau de l'épithélium du rumen (DANIELLI et coll. 1945, BARCROFT et coll. 1943, FLATT et coll. 1956, MASSON et PHILLIPSON 1951, CONRAD et coll. 1956) et de l'ammoniac (Mc DONALD 1948, LEWIS et coll. 1957, HOGAN 1961). Le mécanisme a été étudié par DANIELLI et coll. (1945) chez le mouton, il diffère avec le pH du milieu du rumen (PFANDER et coll. 1953) et la longueur de chaîne de l'acide (DANIELLI et coll. 1945). On admettait classiquement, jusqu'à ces dernières années, qu'au pH alcalin, l'absorption se ferait à l'état de sels par passage à travers les pores remplis d'eau localisés dans le ciment intercellulaire de l'épithélium du rumen et s'effectuerait dans l'ordre : acétate > propionate > butyrate. Au pH acide, l'acide libre serait absorbé à la fois à travers la membrane lipidique des cellules

épithéliales de l'organe et par les pores intracellulaires. A ce pH, l'ordre de l'absorption serait inversé : butyrate > propionate > acétate. L'augmentation de la vitesse d'absorption des AGV à pH acide qui a été également démontrée par DANIELLI et coll. (1945) suppose une perméabilité plus grande des tissus du rumen à la forme non dissociée, libre de l'acide R-COOH. Cependant, l'absorption rapide de ces acides dans des contenus de rumen à des pH très supérieurs à leurs pka suggère également une absorption à partir de la forme ionisée $RCOO^-$ (ASH et DOBSON 1963). Le modèle le plus récent (STEVENS, 1969) du système de transport des acides gras volatils à travers l'épithélium ruminal suppose que la membrane des cellules faisant face à la lumière du rumen est perméable aux formes dissociées ou non des acides, alors que celle faisant face aux capillaires sanguins n'est perméable qu'à la forme libre.

Les protons H^+ provenant de l'acide carbonique, grâce à l'anhydrase carbonique mise en évidence par AAFJES (1967) dans l'épithélium ruminal, entraîneraient dans les cellules épithéliales la transformation $H^+ + R\text{-}COO^- \rightleftarrows R\ COOH$, ce qui permettrait la diffusion de la forme non dissociée ainsi formée vers le circuit sanguin. Associée à ces phénomènes, s'explique la diffusion d'ions bicarbonates dans le contenu ruminal signalée par MASSON et PHILIPSON (1951) et ASH et DOBSON (1963). Une confirmation directe de ces données a été obtenue récemment par BUENO (1972) sur des moutons à rumen isolé (RUCKEBUSCH et BUENO 1970). La vitesse d'absorption des acides gras volatils est également très largement dépendante de leur métabolisme à travers l'épithélium ruminal.

En ce qui concerne l'ammoniaque, son absorption à travers la paroi ruminale est conditionnée par sa concentration dans le rumen (LEWIS, 1957, HOGAN 1961), et le pH de son contenu (YOSHIDA 1963, BLOOMFIELD 1963). L'ammoniaque, en effet, est une base faible avec un pKa voisin de 8,80 à 9,15 (VISEK 1968). Une augmentation du pH du milieu entraîne la formation de NH_3 qui est rapidement absorbé, la forme non ionisée étant préférentiellement absorbée à travers la paroi du rumen (BLOOMFIELD 1963, DOBSON 1967). HOGAN (1961) a ainsi pu mettre en évidence que, pour une même concentration, trois fois plus d'ammoniaque est absorbé à pH 6,5 qu'à pH 4,5. L'ammoniaque absorbé est transporté au foie par la veine porte où il est transformé en urée. Normalement, seules de petites quantités d'ammoniac se retrouvent dans le sang périphérique, le foie étant capable de convertir en urée tout l'ammoniac absorbé jusqu'à une concentration du sang portal de 0,8 mM., ce qui s'observe lorsque la concentration dans le rumen est de 50 à 60 mM/litre. Au-delà, il y a une forte augmentation de l'ammoniémie. L'urée formée dans le foie peut retourner dans le rumen par la salive, mais également par diffusion à travers la paroi du rumen (HOUPT et HOUPT 1968).

Quel que soit le mécanisme en cause, la capacité d'absorption du rumen évolue chez le jeune. Les travaux de SUTTON et coll.

(1963a) montrent que la vitesse d'absorption des acides gras volatils est en relation avec le développement structural de l'épithélium du rumen et les modifications histologiques conséquentes : apparition des corps papillaires et des vacuoles paranucléaires qui, d'après HENRIKSON et HABEL (1961), peuvent avoir des fonctions d'absorption. Le facteur important pour l'évolution de la capacité d'absorption du rumen n'est pas l'âge mais la nature du régime qui conditionne par ailleurs le développement anatomique de la muqueuse ruminale. Faible à la naissance ou pour des animaux même âgés ne recevant que du lait, la vitesse d'absorption augmente pour des veaux ingérant des aliments solides (concentrés et foin) pour atteindre une valeur maximum à 13 semaines (tableau 5).

TABLEAU 5.- Influence de l'âge et du régime sur la vitesse d'absorption des A.G.V. (vitesse exprimée en mg d'acide acétique/100 ml de solution/heure).
SUTTON, Mc GILLIARD et JACOBSON (1963)

Régimes / Semaines	Lait	Lait + concentré + foin	Lait, puis à partir de 19 semaines = lait + concentré + foin
1	21	30	
4	26	163	
8	22	179	
13	22	402	
16	,pas de variations		21
21	de 22 à		48
23	36 semai-		142
27	nes		191
36			248

Cette évolution reste à préciser pour la capacité d'absorption vis à vis de l'ammoniaque. Son déterminisme pour les acides gras volatils ou pour l'ammoniaque est à démontrer.

2. Activité métabolique de la paroi du rumen :

Il est connu depuis longtemps que l'absorption des acides gras volatils n'est pas un simple phénomène passif de diffusion mais qu'il correspond à un métabolisme actif de ces nutriments dans l'épithélium ruminal, plus particulièrement de l'acide butyrique et, à un moindre degré, de l'acide propionique (PENNINGTON 1952, PENNINGTON 1954, PENNINGTON et SUTHERLAND 1956 a et b, PENNINGTON et PFANDER 1957).

Le foie est le seul tissu, d'après PENNINGTON, à avoir une semblable affinité pour l'acide butyrique. Dans ces deux tissus (foie et épithélium ruminal), une fraction importante de l'acide butyrique est transformée en corps cétoniques (β hydroxybutyrique et acétoacétique).

Des données plus récentes (MAC LAREN et coll. 1961, 1962 et HOSHINO et coll. 1966) permettent de penser qu'il y a également un métabolisme de l'ammoniac dans la paroi du rumen. Une partie de l'ammoniac absorbé peut être utilisée par la muqueuse du rumen dans la synthèse de l'acide L. glutamique par amination réductrice de l'acide α cétoglutarique. L'acide glutamique formé rentre dans le circuit sanguin après avoir été transformé en glutamine. L'activité de la glutamique déshydrogénase a été mise en évidence dans la muqueuse du rumen, du réseau, du feuillet et dans les microorganismes du rumen (PALMQUIST et BALDWIN 1966). D'après SUTTON et coll. (1963b), KNOX (1960), WALKER et SIMMONDS (1962), le développement de l'activité métabolique de la paroi du rumen vis à vis des acides gras volatils est parallèle à celui de la capacité d'absorption et atteint des valeurs voisines de celles observées chez l'adulte vers 16 semaines chez le veau, 11 semaines chez l'agneau. Les voies métaboliques d'utilisation de ces acides gras volatils seraient les mêmes que celles mises en évidence par PENNINGTON (1954) chez l'adulte. Des résultats contradictoires indiquent une corrélation entre une augmentation (HENRIKSON et HABEL, 1961) ou une diminution (TAMATE et coll. 1964) de l'épaisseur de la stratum germinativum* et le développement structural de la muqueuse, lequel est parallèle au développement de son activité métabolique.

---

* stratum germinativum = stratum granulosum + stratum spinosum + stratum basale.

CHAPITRE III.- ETAT DE NOS CONNAISSANCES SUR LE DEVELOPPEMENT DE LA PAROI DU RUMEN

Le régime est indiscutablement un facteur essentiel du développement du rumen après la naissance. Deux théories s'affrontent pour l'expliquer : l'une qui attribue à l'effet de "ballast" de la cellulose et de la lignine un rôle déterminant, l'autre qui considère comme essentiels les stimuli chimiques représentés par les produits terminaux de la digestion que sont les acides gras volatils (A.G.V.).

A - Les théories du développement du rumen chez le jeune ruminant :

L'ingestion d'aliments solides entraîne une croissance allométrique du rumen très nettement positive. L'action de régimes à haute teneur en concentrés est assez surprenante puisque classiquement on a longtemps pensé que le fourrage est nécessaire pour un développement normal des tissus du rumen. A partir du moment où le concentré est aussi efficace que le fourrage pour stimuler la croissance précoce du rumen (papilles et tissus) alors que le lait est inefficace, il apparaît que l'aliment solide par lui-même est essentiel pour le développement du rumen. En 1956, deux équipes de chercheurs indépendantes, celle de WARNER et celle de BROWLEE, émettent l'hypothèse selon laquelle le développement du rumen et, en particulier, des papilles dépend de la richesse énergétique de la ration ou plutôt de la rapidité avec laquelle les aliments sont dégradés en fractions absorbables En d'autres termes, le développement des papilles semble en relation avec l'apport de matière sèche fermentescible. Les produits terminaux résultant de la digestion microbienne sont absorbés au niveau des papilles et on imagine que ces matériaux, qui doivent être absorbés, puissent stimuler l'organe qui doit les absorber.

On sait maintenant de façon certaine, à la suite des travaux de FLATT et coll. (1958), de TAMATE et coll. (1962a), que ce développement est stimulé, après le sevrage, à la suite de l'établissement de la fermentation microbienne, par la présence des acides gras volatils dans le rumen. L'acide propionique et surtout l'acide butyrique ont une plus grande action que l'acide acétique (SANDER et coll., 1959).

Quel est le mode d'action de ces acides gras volatils ? L'absorption dans le rumen n'est pas un simple phénomène physique de diffusion, elle implique, au contraire, un métabolisme actif dans l'épithélium du rumen. L'activité métabolique de la muqueuse du rumen, basse à la naissance, augmente ensuite en relation avec le développement structural et la présence des acides gras volatils (KNOX 1960 - WALKER et SIMMOND, 1962). Cet accroissement et l'augmentation du débit sanguin dans la paroi (DOBSON et PHILLIPSON, 1956) peuvent expliquer le développement de la muqueuse du rumen en présence des fermentations microbiennes. D'après PHILLIPSON, l'accroissement du débit sanguin dans le rumen dépend aussi de la présence des A.G.V. et, là encore, c'est l'acide butyrique qui est le plus actif, suivi de l'acide propionique et de l'acide acétique.

Cet afflux sanguin accru au niveau du rumen peut avoir pour conséquence une augmentation de l'absorption à ce niveau. Les acides gras volatils, en stimulant l'activité métabolique de l'organe, entraîneraient donc le développement structural de la muqueuse et celui de sa capacité d'absorption. La preuve directe de cette relation n'a pas été apportée jusqu'à présent et constitue l'un des aspects de notre étude.

Un point supplémentaire en faveur de la théorie chimique du développement des papilles du rumen est le manque de croissance papillaire chez des veaux nourris au lait auquel on alloue des quantités importantes de copeaux de 4 à 11 mois ; dans ce cas, le rumen était rempli d'une masse fibreuse mais non fermentescible . Si tous les auteurs s'accordent sur cette théorie chimique du développement de la muqueuse du rumen, il nous faut cependant souligner deux points importants :

- aucune étude ne s'est intéressée, n'a fait allusion ou n'a supposé l'action d'autres métabolites terminaux de la digestion que les A.G.V. ;

- il n'existe pas de théorie bien claire du développement de la musculeuse du rumen.

Ces deux points nous ont paru mériter quelques approfondissements si l'on voulait être en mesure de maîtriser parfaitement ce développement du rumen.

a) Existe-t-il d'autres stimuli que les acides gras volatils pour le développement de la muqueuse du rumen ?

Le produit terminal du métabolisme de l'azote dans le rumen est l'ammoniaque et ce nutriment, lorsqu'il est produit en quantité importante dans le rumen est absorbé et métabolisé pour une part par la muqueuse ruminale. On peut donc supposer, par analogie avec les acides gras volatils, que ce nutriment constitue également un stimulus chimique du développement des papilles du rumen.

b) Le développement de la musculeuse du rumen est-il indépendant de celui de la muqueuse et sous la dépendance de la structure grossière de l'aliment ?

Des résultats contradictoires sont relevés. SMITH et ses collaborateurs (1961) n'enregistrent aucune augmentation de poids du réticulo-rumen de veaux ingérant pendant 4 mois des copeaux de bois. HARRISON (1960) et TAMATE (1962a) observent, au contraire, un développement musculaire chez des animaux analogues par rapport à des témoins recevant un régime lacté. BLAXTER (1952) souligne l'action des fourrages sur l'augmentation du volume du rumen alors que des expériences de FLATT et coll. (1958), SMITH (1961), TAMATE (1962b) mettent en défaut cette hypothèse ; chez des veaux ne recevant que du lait ou des concentrés, les volumes du rumen sont tout-à-fait comparables à ceux enregistrés pour des animaux consommant des fourrages grossiers. Dans tous ces essais, aucune mention n'est faite sur l'incidence de l'ingestion prolongée et exclusive de structures grossières sur le développement de la muqueuse du rumen, indépendamment du développement papillaire.

Ces constatations jettent un doute sur la théorie physique du développement du rumen ; elles ne permettent pas de conclure sur les mécanismes d'action propres aux stimuli chimiques ou physiques et sur l'incidence respective de ces stimuli sur une des fonctions essentielles du rumen ; l'absorption des produits terminaux de la digestion microbienne. Connaissant ces données, nous envisagions, en 1966, nos premiers travaux originaux.

B - Rôles respectifs des stimuli d'origine chimique ou physique :

L'analogie entre les phénomènes de fermentation, qui se développent dans une masse de fourrage conservée par ensilage, et ceux que nous avons rappelés précédemment être la caractéristique de la digestion microbienne dans le rumen est frappante.

Le principe général du procédé de conservation de l'herbe par ensilage consiste à favoriser à l'intérieur d'une masse de fourrage placée dans un milieu hermétiquement clos (le silo) le développement d'une fermentation de type lactique ; celle-ci assure la conservation du produit dans un état physique voisin du frais. De nombreuses études ont été entreprises dans le but d'orienter les fermentations et de réduire l'ensemble des dégradations qui trouvent leur origine dans un développement bactérien considérable dont les agents appartiennent principalement aux groupes des bactéries coliformes, lactiques et des clostridia, ainsi que dans l'intervention d'enzymes de la cellule végétale (GOUET et FATIANOFF 1964). Quel que soit le succès des méthodes employées (adjonction d'acide (ZELTER, 1959), de bactériostatiques

(DURAND et ZELTER 1960), de glucides (ZELTER 1960), ou élévation du taux initial de matière sèche par préfanage (GOUET et coll. 1965)) les dégradations butyrique et ammoniacale sont inévitables et concourent à la formation dans la masse ensilée d'acides acétique et butyrique, d'azote ammoniacal et d'acide lactique ultérieurement métabolisé, en partie, dans le rumen en acide butyrique (PUECH et coll. 1968). Ces produits sont les mêmes que les métabolites ultimes de la digestion dans le rumen.

Si, comme le suggèrent FLATT et coll., les acides gras volatils sont des activateurs du développement du rumen, on peut se poser plusieurs questions :

a) Un fourrage ensilé qui apporte ces métabolites à l'état préformé, peut-il être une source naturelle de stimuli plus appropriés qu'un foin pour l'activation rapide et précoce de la mise en fonctionnement du rumen du veau précocement sevré ?

b) Cet aliment enrichi en acides gras possède-t-il d'autres stimuli chimiques ou physiques du développement de la physiologie digestive du veau ?

c) Dans l'affirmative, quelle est la part exacte des stimuli chimiques et celle des stimuli physiques dans le déterminisme du développement anatomique et structurel du rumen des jeunes ruminants ?

C'est ce problème nutritionnel propre au tout jeune ruminant qui a fait l'objet de nos recherches personnelles. Nous avons d'abord tenté de démontrer l'existence et l'effet spécifique de chacun des stimuli de l'ensilage, puis nous les avons fait agir séparément sur de très jeunes veaux au lait, afin de différencier leurs actions.

-:-

D E U X I E M E P A R T I E

N A T U R E D E S T E C H N I Q U E S U T I L I S E E S
D A N S N O S R E C H E R C H E S
D O N N E E S M E T H O D O L O G I Q U E S

CHAPITRE I.- CONDITIONS GENERALES DE L'EXPERIMENTATION

A - Les animaux :

L'ensemble des expériences a été conduit depuis environ cinq ans sur près de 70 veaux et 15 chevreaux. Nous avons surtout utilisé des veaux car cet animal est plus résistant aux interventions chirurgicales que les chevreaux ou les agneaux. Il fournit également des quantités de contenus digestifs plus élevées et des poids d'organes plus importants permettant un échantillonnage plus facile et plus précis et donc des analyses plus sûres. Les interventions chirurgicales, d'autre part, sont beaucoup plus aisées du fait du format plus important des animaux. Nous soulignerons par la suite les difficultés opératoires rencontrées avec des animaux de plus petite taille et plus fragiles tels que les chevreaux.

Le matériel animal représenté par les veaux est constitué par des animaux de race Normande et Française Frisonne Pie Noire pour l'essentiel et de quelques sujets de race Pie Rouge de l'Est. Les chevreaux sont de race Alpine type Saanen. Les animaux proviennent soit de l'élevage du C.N.R.Z. de JOUY-en-JOSAS, ou du C.R.A.A.G. de Guadeloupe, soit du circuit commercial et ont été mis à notre disposition après la phase d'alimentation colostrale dès 7-10 jours. La totalité de nos essais a porté sur des animaux placés au sol en stalle individuelle. Pour les études de comportement ou pendant les périodes où nous réalisions des infusions intra-ruminales diverses, une contention particulière des animaux a été nécessaire et nous l'exposerons par la suite.

B - Régimes alimentaires et chronologie des essais :

Nous avons, dans une première expérience, étudié les possibilités de sevrage précoce des veaux avec l'ensilage comme seul fourrage grossier. Dans un second essai, nous avons précisé l'évolution de la biochimie et de l'anatomie du rumen avec cet aliment très particulier. Dans une troisième série d'expériences, nous avons eu pour objectif de différencier l'action des différents stimuli physique ou chimique du développement histo-anatomique du rumen. Dans une dernière expérimentation, nous avons relié ce développement anatomique au développement physio-

logique (capacité d'absorption) de l'organe. C'est dire que les aliments distribués à nos animaux ont une grande importance et sont fort différents d'un essai à l'autre. Dans la phase d'analyse des phénomènes recherchés, les animaux ont reçu une ration classique de sevrage à base d'ensilage et de concentrés. Dans la phase de synthèse dont le but était de nous permettre d'établir une théorie complète et cohérente du développement histo-anatomique et physiologique du rumen, les sujets expérimentaux ont été exclusivement nourris au lait par fistule abomasale, les divers stimuli mis en évidence dans la première phase étant introduits par infusion intraruminale lente.

C - Techniques chirurgicales :

Que ce soit pour suivre l'évolution des phénomènes de la digestion dans le rumen, les caractéristiques motrices de cet organe ou pour l'isoler en introduisant directement le lait dans l'abomasum, nous avons été amenés à utiliser des techniques chirurgicales simples de fistulisation du rumen, de l'abomasum ou plus complexes d'isolement fonctionnel du rumen.

1) Conditions techniques générales :

Toutes les interventions nécessitent l'anesthésie générale. L'intubation trachéale, indispensable pour les interventions qui nécessitent une thoracotomie, n'est pas obligatoire dans le cas contraire (BOST et PUECH, 1966). Aussi n'y avons-nous fait appel que dans les opérations d'isolement fonctionnel du rumen. Nous avons utilisé des sondes à ballonet de MAGILL de 12 mm. La sonde est maintenue rigide par une tige métallique de 4-5 mm de diamètre introduite jusqu'à 2-3 cm de l'extrémité. Un aide écarte au maximum les mâchoires tout en exerçant une traction sur la langue tandis que l'opérateur glisse doucement la sonde sur la base de la langue en dirigeant l'extrémité vers le bas. De l'autre main, il en contrôle le cheminement en élevant le larynx, une certaine résistance étant perçue au passage de la glotte.

Comme anesthésique, le penthiobarbital sodique (NESDONAL ND) nous a donné toute satisfaction. C'est une substance à élimination rapide, provoquant une apnée de courte durée facilement et rapidement compensée par la respiration artificielle (MEYNARD, 1968). Il est injecté dans la veine jugulaire par l'intermédiaire d'un catheter en polyéthylène en solution à 2 %. De fréquentes réinjections de 3 à 10 ml sont pratiquées dès que l'animal donne des signes de réveil au cours de l'opération. Les doses à utiliser sont très variables (0,4 à 1,2 g de penthiobarbital pour un sujet de 40 kg) selon les animaux et la durée de l'intervention.

Une préparation à l'opération est généralement effectuée : diète 24 heures, prémédication au tranquillisant (chlorpromazine LARGACTIL ND) qui potentialise l'anesthésique général dont la

dose peut être alors réduite de près de moitié. Cette technique a été utilisée pour les chevreaux qui sont très sensibles à une anesthésie générale courante au NESDONAL.

Les canules utilisées sont constituées de tuyau d'arrosage en chlorure de polyvinyle et ont été fabriquées par nous-mêmes, le pavillon étant moulé à chaud sur un cône de métal plongeant dans un bain d'huile porté à ébullition. Ce type de canule, outre sa légèreté, a l'avantage d'un prix de revient très bas et d'une inertie totale vis-à-vis des tissus et du contenu digestif. (BRUNAUD et RAYNAUD, 1956)

Au moment de la mise en place, la pièce mâle de la canule (stérilisée dans une solution de sels d'ammonium quaternaire) est ramollie par immersion dans de l'eau bouillie. On peut alors replier une moitié du pavillon sous le tube pour l'introduire en force dans la poche gastrique préalablement mise à nu. L'étanchéité du viscère sur la canule est généralement assurée par une suture en bourse au fil de nylon nº 1, complétée par une suture identique d'enfouissement. Dans tous les cas, on ne fait pas ressortir le tube par la plaie de la parotomie, mais par une étroite boutonnière supplémentaire pratiquée à l'emplacement choisi pour la canule. Pour favoriser les adhérences péritonéales, la canule est coiffée avec une lame d'épiploon avant de la ressortir à travers la paroi. A la fin de l'intervention, la fixation définitive est assurée par une plaque de caoutchouc qui maintient la canule et l'empêche de réintégrer la cavité abdominale. Cette méthode évite tout phénomène douloureux local. Dans un second temps, cette plaque élastique peut être remplacée par une plaque rigide maintenue par vissage sur le corps même de la canule.

2) Fistules ruminale et abomasale :

De très nombreux auteurs ont décrit la mise en place des canules dans le rumen (PHILLIPSON (1939), JARRET (1948), DOUGHERTY (1955), BRUNAUD (1956), KELLEY (1967)) qui est désormais classique, ou dans la caillette (CHENEY, 1967). Toutes les techniques proposées représentent en fait une simple adaptation de celle de PAVLOV. Nous les avons personnellement adaptées pour opérer de la façon suivante :

Le rumen est très accessible chez l'adulte, sur toute l'étendue du flanc gauche, mais l'est un peu moins chez les tout jeunes veaux (8-10 jours) en raison des faibles dimensions de cet organe à la naissance. La canule est mise en place 7-8 cm en-dessous de la voute lombaire et 4-5 cm en arrière de la dernière côte. Une boutonnière de 1,5 à 2 cm de diamètre (variable selon la taille de la canule mais toujours inférieure de 0,8 à 1 cm au

diamètre de la canule) est pratiquée à cet emplacement. Les plans musculaires et aponévrotiques sous-jacents sont dilacérés dans le sens des fibres de façon à mettre à nu le péritoine et le sac dorsal du rumen sous-jacent. Le péritoine est ouvert et maintenu béant par 4 ou 5 pinces hémostatiques. Le rumen est saisi et sorti de 2 cm par une pince clamps droite ; la peau, le péritoine et le rumen sont suturés ensemble par points séparés (5 ou 6). Le rumen est alors incisé et la canule introduite en force à l'intérieur de l'organe. La cicatrisation est complète en 8-10 jours permettant d'enlever les fils de nylon. Une antibiothérapie post opératoire est indispensable (1 000 000 U.I. de pénicilline - EXTENCILLINE ND - pendant trois jours).

La même technique opératoire a été utilisée pour la caillette. Chez le tout jeune veau, l'abomasum est accessible par le côté gauche (STEWART et NICOLAI, 1964). La pose des canules dans cet organe de ce côté présente l'avantage que les deux canules rumen - caillette sont du même côté, ce qui permet à l'animal de se coucher en décubitus latéral droit sans gêne et sans risques pour les canules. La boutonnière est découpée aux ciseaux à 3-4 cm de l'hypocondre au niveau de la 11e côte en opérant strictement de la même façon que pour le rumen. La caillette est identifiée par palpation mais celle-ci étant délicate, nous avons été amenés parfois à procéder un peu différemment : une incision de 8 cm de long est faite dans la même zone que précédemment. Les plans musculaires sont ouverts par dilacération dans le sens des fibres. La caillette est alors beaucoup plus identifiable étant partiellement extériorisée pour la mise en place immédiate de la canule maintenue par une suture en bourse et ressortie en arrière de l'incision le plus haut possible, ce qui permet un accès plus facile sur l'animal debout.

3) Isolement fonctionnel du rumen :

Dans une étude de courte durée sur la motricité du rumen, nous avons été aménés à mettre au point une technique de séparation fonctionnelle du rumen. Nous disposions des techniques d'isolement de poches ruminales de TSUDA, 1956, KOMAREK 1962, HYDEN 1964, très délicates à appliquer sur de très jeunes veaux, nous en avons fait l'expérience malheureuse, fort traumatisantes et ne permettant qu'une innervation et vascularisation de la poche très partielle. De ce fait, nous avons pensé qu'il serait plus judicieux d'isoler totalement le rumen dans son ensemble du reste du tractus digestif tout en conservant intacte l'innervation et la vascularisation.

L'isolement fonctionnel du rumen a été effectué sous anesthésie au penthiobarbital sodique (Nesdonal N.D.) après 24 heures de jeûne sur l'animal en décubitus latéral droit.

L'accès au rumen commence par une laparotomie gauche au niveau de la 11e côte avec incision cutanée-musculaire sur 15 cm

environ. Les 11e et 12e côtes sont dégagées et enlevées. Le diaphragme est suturé aux muscles intercostaux, l'animal étant sous respiration artificielle dans l'éventualité d'une déchirure du diaphragme. Une thoracotomie est effectuée par section transverse des muscles intercostaux au niveau du 11e espace intercostal. Le rumen est alors incisé sur 5 cm en zone dorsale moyenne, après mise en place de points d'appui et ligature des vaisseaux traversant le plan de section, vidé et lavé. Un double surget enfouissant est immédiatement réalisé côté rumen puis côté atrium, après décollement de la muqueuse et suture par points en x du repli rumino-réticulaire à la paroi du rumen située immédiatement en arrière du cardia.

Après fermeture du rumen, des fils d'acier émaillé (Ni-Cr 21 %) de 120 µ sont placés à demeure dans la paroi du rumen et du réseau en vue de l'enregistrement de l'activité électrique de la musculature lisse rumino-réticulaire (RUCKEBUSCH et CANDAU, 1968). La mise en place d'une canule du sac dorsal du rumen et la fermeture de la plaie terminent l'intervention.

CHAPITRE II.- TECHNIQUES PHYSIOLOGIQUES

A - Prélèvement et échantillonnage du contenu du rumen :

Afin de mesurer l'influence de l'ensilage sur la nature des fermentations dans le rumen de veaux précocement sevrés et sur l'activité de la micropopulation de l'organe, il fallait recueillir tout ou partie du contenu du rumen. Deux méthodes étaient possibles : soit des prélèvement in vivo à l'aide de fistules, soit la récolte post-mortem. Nous les avons utilisées toutes deux selon l'objectif des différents essais.

1) Prélèvement post mortem :

Les animaux sont abattus à jeun le matin après avoir été pesés. L'ensemble du rumen-réseau est isolé par une double ligature de l'extrémité distale de l'oesophage et de la jonction réseau-feuillet, Le réticulo-rumen est pesé, vidé de son contenu, recueilli dans une bouteille isolante hermétiquement close de type calorimètre d'ARSONVAL-DEWAR, que l'on transporte rapidement au laboratoire, puis repesé afin d'apprécier le poids du prélèvement.

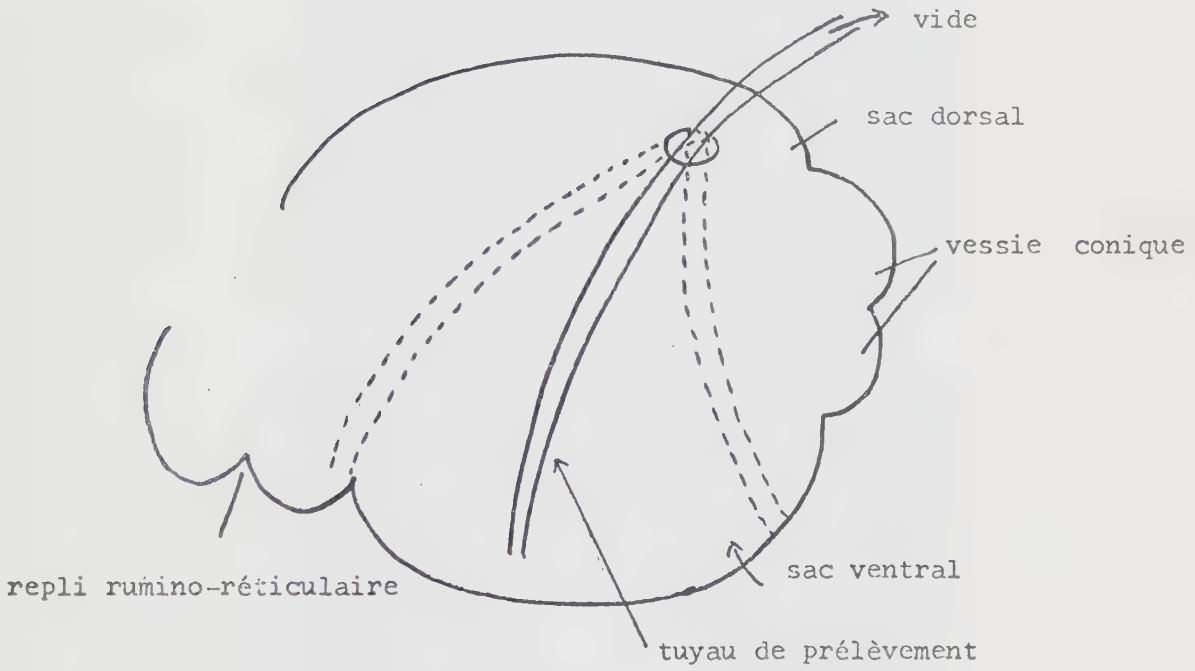
Au laboratoire, après homogénéisation du contenu, celui-ci est filtré sur 6 couches de gaze en raison de la grossièreté des particules alimentaires. Après essorage, on obtient ainsi une fraction liquide dont une partie est analysée et dont une autre constitue l'inoculum microbien utilisé dans les digestions in vitro.

2) Prélèvement in vivo sur les animaux porteurs d'une canule du rumen :

Le contenu du rumen est un milieu très hétérogène, semi liquide (6 à 18 % de matière sèche) à l'intérieur duquel s'établit une stratification conduisant à des différences notables de composition entre les différents niveaux (BALCH et JOHNSON 1956 , SMITH ET coll. 1956). L'obtention d'un échantillon représentatif est donc difficile d'autant que la composition du contenu du rumen est la résultante d'une dynamique permanente : digestion microbienne, absorption, ingestion, production salivaire, flux dans les compartiments ultérieurs, rumination et motricité. Un

échantillon représentatif à un instant donné ne l'est donc pas forcément à d'autres moments. Ceci impose de nombreux animaux et de multiplier les prélèvements à tous les niveaux du rumen.

Pour ce faire, nous avons utilisé des animaux porteurs d'une canule du rumen. Les prélèvements sont faits à l'aide d'un tuyau en matière plastique relié à une pompe, tuyau que nous dirigeons manuellement au cours du prélèvement (2-3 minutes) dans tous les compartiments du rumen par des mouvements de va et vient. Par ce système, le matériel est prélevé à différents niveaux de la poche digestive.



SCHEMA nº1.- Mode de prélèvement dans le rumen.

Des prélèvements fréquents n'entraînent ni modifications, ni perturbations notables dans le fonctionnement de l'organe à condition que le prelèvement soit rapide et que la mise en contact du contenu ruminal avec l'air par l'ouverture de la canule soit brève (BURROUGHS et coll. 1946) ; ceci nous a conduit à adopter le dispositif figuré dans le schéma ci-dessus.

Sujet expérimental

porteur d'une canule du rumen (en haut) et d'une canule abomasale (en bas).

Système de perfusion intra-ruminale lente

Modes d'alimentation des veaux par fistule abomasale :

En haut : canule du rumen pour infusion intraruminale lente

En bas : canule abomasale pour alimentation lactée exclusive

B - Méthode de perfusion :

Afin d'étudier l'action de stimuli chimiques (acides gras volatils, ammoniaque) sur le développement histoanatomique du rumen, nous avons introduit de façon continue des solutions de ces substances dans cet organe grâce à un appareil classique de perfusion goutte à goutte.

Le débit de l'appareil était réglé de telle sorte que la quantité journalière de solution à perfuser s'écoule régulièrement sur 24 heures. La difficulté la plus grande que nous avons rencontrée a été de maintenir constante la vitesse de perfusion que nous désirions. Celle-ci variant avec le niveau de la fistule, nous l'avons réglée pour un niveau moyen de la fistule entre la position couchée et debout en supposant que le veau restait couché la moitié du temps.

C - Enregistrement des phénomènes moteurs :

Afin de relier l'effet des stimuli d'origine chimique ou physique sur le développement histoanatomique du rumen à leurs incidences sur les caractéristiques motrices de l'organe, nous avons été conduits à faire une étude polygraphique des variations du comportement alimentaire du veau provoquée par ces stimuli (RUCKEBUSCH, 1967).

1) Mouvements de la mandibule :

L'enregistrement des mouvements s'est fait par variation de pression dans un système pneumatique placé au niveau de la mâchoire inférieure. La sensibilité nécessaire et un enregistrement fidèle sont obtenus grâce à un ballonnet rempli de mousse de polyuréthane relié à une capsule de MAREY muni d'un stylet inscrivant sur un papier enregistreur noirci à,la fumée et ayant une vitesse de déroulement variable et réglable avec précision (enregistreur BOULITTE, Lyon).

2) Motricité du rumen :

La motricité du rumen a été étudiée soit globalement par l'enregistrement des phénomènes mécaniques (variation de pression endocavitaire) soit analytiquement par dérivation de l'activité électrique globale de la paroi à différents niveaux du viscère. Ces méthodes nous ont été enseignées par le Professeur Y. RUCKEBUSCH à l'Institut National des Sciences Appliquées (1967).

a) Enregistrement des phénomènes mécaniques :

Pour l'enregistrement des variations de pression au niveau du rumen, nous avons utilisé des ballonnets de caoutchouc fin, emplis d'eau et reliés à un tambour de MAREY. Ce ballonnet est

retenu au niveau de la canule fournissant ainsi une pression endocavitaire relativement localisée.

b) Enregistrement des phénomènes électriques :

L'activité musculaire est associée à une série de phénomènes électriques, particulièrement évidents en ce qui concerne la musculature squelettique ; ils existent également au niveau de la musculature viscérale lisse. Ces phénomènes se manifestent sous forme d'une salve de potentiels de pointe qui précèdent de quelques millisecondes les phénomènes contractiles. Ces potentiels sont recueillis par des électrodes de dérivation constituées par des fils d'aciers émaillés, de 120 microns de diamètre, gainés de téflon, dénudés à leur extrémité et placés à quelques millimètres d'intervalle selon la technique de BASMAJIAN (1962). De telles électrodes souples sont mises en place après laparotomie sous anesthésie générale. Pour cela, l'extrémité dénudée est placée dans la couche musculaire de la paroi digestive. Une boucle assure la fixation globale de l'électrode et maintient la partie dénudée dans la couche musculeuse. De telles électrodes sont placées par paire à une distance de 3 à 5 mm environ l'une de l'autre. Ces électrodes sont bien tolérées et restent parfaitement fonctionnelles durant 6 à 8 semaines. L'absence de réaction organique et la longévité des électrodes sont certaines si l'on prend la précaution d'assurer à chaque électrode un point de passage musculo-cutané individuel. Les électrodes sont reliées à un commutateur à fiches multiples, fixé sur le dos de l'animal. La liaison à l'appareil s'effectue par l'intermédiaire d'un cordon souple laissant à l'animal toute liberté de mouvement. Les enregistrements peuvent commencer 48 h. après la mise en place des électrodes. Ils s'effectuent sur un enregistreur à plumes dont la bande passante (gamme des fréquences amplifiées sans distorsion) de l'amplificateur (amplification par lampes triodes successives avec condensateurs interposés pour éliminer les tensions continues) est comprise pour la musculature lisse entre celle de l'électro-encéphalographie (0,5 à 70 cycles par seconde) et celle de l'électro-myographie (20 à 20 000 cycles par seconde). Les variations lentes dûes aux artefacts de mouvement sont éliminées par des constantes de temps (temps de charge et de décharge des condensateurs) très brèves (0,1 à 0,07 sec.) Cette technique électrographique permet d'enregistrer simultanément la motricité au niveau du réseau, du sac ventral et du sac dorsal du rumen et des autres poches gastriques (omasum, abomasum) avec une très bonne précision.

CHAPITRE III.- LES METHODES ANALYTIQUES

A - Technique chromatographique :

Une étude consacrée notamment à l'action des stimuli chimiques contenus dans l'ensilage sur le développement du rumen ne peut être réalisée sans une méthode convenable du dosage des acides gras volatils dans cet aliment et dans le jus de rumen. Nous avons utilisé la chromatographie de partage gaz-liquide. Ce dosage comporte deux opérations distinctes :

- extraction des acides gras volatils à partir de leur milieu biologique par une macération suivie d'une distillation,

- séparation et dosage quantitatif par chromatographie de partage gaz-liquide.

1) Extraction des acides gras volatils :

Nous examinerons d'abord le cas des acides gras volatils contenus dans un ensilage.

a) Macération :

On fait une macération à 10 % en poids d'ensilage finement haché dans de l'eau distillée. Après avoir gardé au frais pendant au moins 4 heures en agitant de temps en temps, on filtre sur filtre à pli.

b) Distillation par la méthode de FRIEDMANN (1938) :

Réactifs nécessaires :

- H_2SO_4, 10 N
- $Na_2\ WO_4$ à 10 %
- $Mg\ SO_4,\ _7H2O$
- $Hg\ SO_4$ en solution sulfurique : on verse avec précaution 56 cm3 d'acide sulfurique concentré dans un erlenmeyer contenant déjà de l'eau distillée ; on amène à 500 cm3 environ avant d'ajouter 100 g de sulfate de mercure. On chauffe

jusqu'à dissolution complète du sulfate. On complète à 1000 cm3 en fiole jaugée avec de l'eau distillée.

Principe de la méthode : extraire la totalité des acides gras volatils sans entraîner d'autres substances susceptibles de troubler le dosage.

- l'acide sulfurique permet de déplacer les fractions d'acides gras volatils se trouvant à l'état de sel,
- le tungstate de sodium détruit l'acide lactique par oxydation,
- le sulfate de mercure permet l'oxydation de l'acide formique,
- le sulfate de magnésium bloque les substances volatiles autres que les acides gras.

Technique :

- Première distillation (D_1) :

Dans le récipient à distallation du premier appareil de FRIEDMANN, on verse successivement : 100 cm3 du liquide de macération de l'ensilage prélevé à la pipette de précision,

4 cm3 H_2SO_4, 10 N
16 g sulfate de magnésium cristallisé
30 cm3 de la solution de tungstate de sodium

On branche le récipient sur le premier appareil de FRIEDMANN. On commence la distillation sans entraînement par la vapeur d'eau en chauffant fortement avec un bec Bunsen jusqu'à réduction du volume à 30 cm3 environ. On baisse alors un peu la flamme et on fait barbotter la vapeur d'eau en fermant vers l'extérieur le tuyau d'échappement du ballon générateur de vapeur et en ouvrant immédiatement après la communication vers l'intérieur de l'appareil. On recueille 200 cm3 au moins qui constituent le distillat D_1.

- Deuxième distillation (D_2) :

Elle a pour but de débarrasser D_1 des traces de substances volatiles (autres que les acides gras volatils) qui auraient pu passer lors de la première distillation. Dans le ballon contenant le distillat D_1, on ajoute successivement :

2 cm3 H_2SO_4, 10 N

50 g $MgSO_4$, 7 H2O

10 cm3 $HgSO_4$ en solution sulfurique.

On branche le ballon sur le deuxième appareil de FRIEDMANN et on distille jusqu'au début de la solidification du résidu. Ce point est délicat car il faut arrêter la distillation avant l'apparition de fumées blanches de SO_2 qui fausseraient le titrage des acides volatils.

On titre le distillat D_2 par de la soude N/10 jusqu'au virage à la couleur champagne du rouge de phénol employé comme indicateur. On obtient ainsi l'acidité volatile totale, les acides gras se trouvent par cette opération bloqués à l'état de sels de sodium. Dans le cas où les acides gras volatils sont contenus dans le jus de rumen, la première distillation est suffisante.

2) Chromatographie de partage gaz-liquide des acides gras volatils :

Nous avons utilisé la méthode de JAMES et MARTIN (1952) modifiée par ZELTER et LEROY (1958b).

Principe de la méthode :

Elle consiste en une rétention des acides gras volatils dans la phase liquide stationnaire constituée par du silicone et de l'acide stéarique incorporé dans un support inerte de chromosorb W.M.H.D.S.GD 2653 (68-80 mesh.) ; puis en une séparation par entraînement à chaud au moyen d'une phase mobile constituée d'un courant d'azote sous faible pression. Les acides gras volatils apparaissent dans la cellule de titrage dans l'ordre des poids moléculaires croissants, les isomères apparaissant avant les formes n correspondantes. Ils sont titrés au fur et à mesure de leur sortie par de la soude $\frac{N}{100}$ en présence de rouge de phénol.

Préparation de la colonne :

4,5 g de silicone 550 et 10 g de chromosorb W. 60-80 sont mélangés avec 0,5 g d'acide stéarique porté à l'étuve à 100º C pour le faire fondre. Cette préparation est laissée dans une étuve pendant environ 4 heures, en la remuant de temps en temps, puis est refroidie sous vide en dessicateur.

Remplissage de la colonne de 1,20 m :

Un tube de verre de 1,35 m dont le diamètre intérieur est de 4 mm est étiré à une extrémité pour former une petite longueur de tube capillaire aux parois épaisses. Un tampon de coton de verre est amené à l'aide du vide jusqu'à la partie capillaire pour empêcher que celle-ci ne soit bouchée par le chromosorb. Un petit entonnoir sans queue est maintenu au contact de l'ouverture supérieure de la colonne. Celle-ci est tenue verticalement et sa pointe est reliée à une trompe à eau ouverte au maximum,

par l'intermédiaire d'un long tube de caoutchouc à vide. Une faible quantité du mélange chromosorb silicone-acide stéarique, conservé sous vide dans un dessicateur, est introduite dans l'entonnoir, elle tombe au fond du tube chromatographique sans adhérer aux parois si celles-ci sont parfaitement propres et bien sèches. Le mélange est tassé sous vide en bouchant et débouchant la colonne avec le doigt. Après remplissage de la partie de la colonne enclose dans le manchon de vapeur, on termine par un tampon de coton de verre. L'extrémité de la tige capillaire est munie d'un joint de caoutchouc enduit de graisse silicone solide pour empêcher des infiltrations du liquide de la cellule de titrage dans le manchon de vapeur.

Manchon de vapeur et cellule de titrage :

Le manchon de vapeur est un tube de verre horizontal de 1,20 m dont une extrémité est reliée à la cellule de titrage par un rodage et l'autre extrémité à la source de vapeur par une branche latérale rodée ; le tube chromatographique est maintenu dans le manchon par un bouchon de caoutchouc. Il est porté à 100º (température de la vapeur d'eau circulant dans le manchon qui est muni d'un réfrigérant à air).

On a trouvé que le meilleur indicateur dans la cellule de titrage était le rouge de phénol, aussi bien pour le contrôle visuel (0,001 %) que pour le contrôle automatique (0,01 % en solution aqueuse).

Evaporation de D_2 et élution des acides gras volatils :

La méthode adoptée consiste à éluer les acides dans le chloroforme-butanol selon la méthode d'ELSDEN.

Le distillat (D1 ou D2) est évaporé jusqu'à 20 cm3 environ dans l'erlenmeyer où il a été titré (on peut activer l'évaporation par un courant d'air comprimé privé de CO_2) ; on transvase dans un micromatras de 30 cm3 et on évapore à sec dans un bain marie bouillant sous courant d'air comprimé privé de gaz carbonique. Le résidu sec est repris par 2 ou 3 gouttes d'eau distillée jusqu'à l'obtention d'une consistance onctueuse. On ajoute du sulfate acide de potassium anhydre finement broyé (environ 800 mg) et 10 cm3 de CB 5 (mélange chloroforme-butanol: en volume 95 parties de chloroforme pour 5 parties de butanol). Après avoir bouché très rapidement, on agite jusqu'à acidification complète du mélange indiquée par un virage du jaune au rose. Si le virage ne se produit pas après quelques minutes, il faut rajouter un peu de sulfate acide de potassium. On laisse en contact en agitant de temps en temps jusqu'à ce qu'il n'y ait plus trace de coloration jaune, ni sur la paroi du matras, ni dans le résidu solide (Ecraser les grumeaux avec un gros agitateur de verre pour faciliter l'extraction). Après décantation

dans une fiole jaugée rodée de 10 à 50 cm3 selon la richesse en acides gras volatils d'après le titrage du D1 ou du D2 (la quantité totale d'acides à chromatographier doit être contenue dans 0,2 cm3 au maximum de CB_5 et doit correspondre au plus à 2 cm3 de NaOH, N/100), on continue à éluer (chaque fois avec 2 à 3 cm3 de chloroforme butanol) jusqu'à remplissage de la fiole jaugée.

La colonne est alors retirée de son manchon de vapeur (chauffé au préalable et maintenu au chaud pendant la prise d'essai). Après refroidissement de l'extrémité large de la colonne tout autour du coton de verre où devra être injecté l'échantillon à doser, on tient la colonne verticalement et on introduit au moyen d'une pipette de précision 0,1 cm3 ou 0,2 cm3 selon la richesse en acides de l'éluat chloroformique. On fait passer un courant faible d'azote au-dessus de la colonne jusqu'à ce que le liquide soit entraîné dans la célite. Il faut faire très attention en retirant le caoutchouc relié à la bouteille d'azote, pour éviter un retour en arrière de la prise d'essai, ce qui entraînerait une volatilisation des acides à doser ; on remet rapidement le tube chromatographique dans son manchon de vapeur et on fait passer l'azote immédiatement. Dans la cellule de titrage, de l'eau bidistillée bouillie, refroidie à 40º environ, est indroduite et on y ajoute 1 goutte de rouge de phénol. On bouche la cellule et on met en route un compte minutes à partir du moment où, la colonne étant réchauffée, de la vapeur sort de la cheminée du manchon. Au bout de dix minutes environ (vitesse d'écoulement de l'azote dans l'indicateur de débit : 10cm3 en 15"), le liquide contenu dans la cellule de titrage vire au jaune par apparition de l'acide acétique que l'on titre au fur et à mesure de son arrivée par de la soude $\frac{N}{100}$, jusqu'à stabilisation du virage au rose. Les autres acides apparaissent dans l'ordre des poids moléculaires croissants à des intervalles de temps plus ou moins longs avec une séparation très nette si la colonne est bien faite et s'il n'y a pas de traces d'eau dans l'éluat chloroformique.

REMARQUES :

- La température de la vapeur d'eau contenue dans le manchon ne permet pas d'obtenir les acides supérieurs à C_5.

- L'acide formique passe dans les quatre premières minutes si on ne l'a pas détruit par le sulfate de mercure présent dans la deuxième distillation de FRIEDMANN.

- Le taux de récupération de chaque nouvelle colonne doit être testé avec une solution pure d'acides gras volatils. Ce testage permet de noter les temps de passage des acides en fonction de la vitesse d'écoulement de l'azote. Avec une bonne colonne, on doit retrouver 90 à 98 % de l'acidité volatile totale du distillat D2.

CALCULS.

1 cm3 de NaOH $\frac{N}{100}$ ⟶ 0,600 mg d'acide acétique
" ⟶ 0,741 mg d'acide propionique
" ⟶ 0,881 mg d'acide butyrique
" ⟶ 1,021 mg d'acide valérianique

B - Techniques biophysiques et biochimiques.

1) Analyse des aliments et des contenus digestifs :

a) Humidité

La teneur en humidité est déterminée par dessication dans une étuve à air réglée à 103º C ± 2º C près, jusqu'à poids constant.

b) Matières minérales :

C'est le résidu de la substance à doser après incinération dans un four électrique à 550° C ±5° C.

c) L'azote total : est dosé par la méthode de KJELDAHL (1939) en utilisant comme catalyseur un mélange de sulfate de cuivre cristallisé, d'oxyde rouge de mercure et de sulfate de potassium pour la minéralisation et l'appareil de PARNAS-WAGNER (1939) pour la distillation (titration directe par H_2SO_4 N/50 de l'ammoniac fixé par une solution d'acide borique en présence de vert de bromocresol et de rouge de méthyle).

d) Les matières cellulosiques :

Selon les expériences et les objectifs recherchés, nous avons utilisé plusieurs méthodes de dosage dont nous discuterons ultérieurement de l'intérêt respectif.

- Détermination par la méthode de Weende : les matières cellulosiques constituent le résidu organique obtenu après deux hydrolyses successives, l'une en milieu acide, m'autre en milieu alcalin. La cellulose brute ainsi déterminée contient la majorité de la cellulose vraie, un résidu d'hémicelluloses et une fraction très variable de la lignine.

- Détermination par la méthode VAN SOEST (1963 a et b) en milieu acide : l' "acid detergent fiber" (A.D.F.) est le résidu organique d'une attaque sulfurique en présence d'un détergent : le cetyltrimethylammonium bromide (C.T.A.B.). l'A.D.F. contient la quasi-totalité de la cellulose et de la lignine.

- Détermination par la méthode VAN SOEST en milieu neutre

(1967) : une attaque en milieu neutre (pH 7) à l'aide d'un détergent le laurylsulfate conduit à un résidu contenant la totalité des glucides membranaires (cellulose, hémicellulose, lignine)

2) Dosage de l'azote ammoniacal par la méthode de CONWAY :

L'azote ammoniacal est dosé sur les ensilages et sur le jus de rumen. Sur les ensilages, le dosage commence par une extraction (10 g d'ensilage broyé pour 250 cc de jus extrait) du même type que celle que nous avons décrite pour l'analyse chromatographique. Le contenu de rumen est filtré sur six couches de gaze pour en extraire le jus, lequel est additionné d'acide trichloracétique en quantité telle que la concentration finale en T.C.A. soit de 5 % environ. Après centrifugation et rinçage du culot, le surnageant est amené à un volume connu. L'analyse porte sur cet extrait.

a) Principe de la méthode :

La méthode est basée sur la diffusion de l'ammoniac qui, déplacé de ses sels de l'enceinte extérieure de la cellule de CONWAY par une base fixe (carbonate de potassium), vient se fixer sur un mélange acide borique plus indicateur placé dans l'enceinte intérieure.

b) Mode opératoire :

Dans l'enceinte centrale de la cellule sont introduits 1 cm3 d'acide borique à 1 % (la force de l'acide borique dépend de la teneur en azote du produit à analyser : jusqu'à 300 gammas d'azote ammoniacal de l'acide borique à 1 % suffit), dans l'enceinte extérieure 1 cm3 de la solution provenant de l'extraction de l'ensilage (ou 1 cc de jus de rumen) mesurée très exactement. Le couvercle enduit entièrement de vaseline est alors placé sur la cellule légèrement inclinée. Par une petite ouverture, est introduit très rapidement 1 cm3 de carbonate de potassium saturé. Le couvercle étant aussi remis en place, le mélange de l'enceinte extérieure est agité en tournant de 10 à 20 fois. Après 12 heures, le couvercle est détaché et le contenu de la chambre intérieure est titré avec de l'acide chlorhydrique N/50 ou N/100 selon la teneur en azote ammoniacal du produit. Le point final du dosage est un virage du vert au début de l'apparition du rouge pâle persistant. L'indicateur est un mélange de vert de bromocresol à 0,033 g % et de rouge de méthyle à 0,066 g % dans l'alcool à 95°.

c) Remarque :

Un dosage à blanc est opéré dans les mêmes conditions en remplaçant le cm3 d'extrait par 1 cm3 d'eau bidistillée. Les cellules doivent être parfaitement propres (lavage eau savonneuse, trempage dans le sulfo-chromique, rinçage à l'eau bidistillée) car le dosage est extrêmement sensible : 1 cm3 d'HCl N/50

correspond à 280 µ g d'N.

3) Dosage de l'acide lactique des ensilages :

Ce dosage est effectué sur un extrait d'ensilage par la méthode de BARNETT (1951). L'acide lactique de cet extrait obtenu par macération et défécation est oxydé quantitativement en acétaldéhyde par l'acide sulfurique concentré en présence d'ions cuivriques. L'acétaldéhyde formé réagit avec le parahydroxydiphényl en donnant une solution colorée (bleue-violette). La densité optique de la coloration obtenue avec la solution à tester est lue au spectrophotomètre à 585 mµ avec reférence à un blanc et à un standard, solution d'acide lactique de concentration connue.

4) Dosage du polyéthylène glycol (P.E.G.), utilisé comme traceur :

La méthode que nous avons utilisée est dérivée de celle de HYDEN (1955 a et b) et de SMITH (1959) et adaptée au milieu biologique dans lequel nous avons à doser le P.E.G. : le jus de rumen.

Le polyéthylène glycol en présence d'acide trichloracétique (T.C.A.) donne un trouble, proportionnel dans certaines limites à la quantité de P.E.G. présente. L'intensité du trouble augmente avec la présence des ions baryum. Les protides et les sulfates doivent être totalement éliminés de l'échantillon pour ne pas interférer avant l'addition du réactif au T.C.A. Pour chaque série de dosages, on fait un blanc sur un prélèvement de jus de rumen ne contenant pas de P.E.G., et un standard de valeur moyenne. La lecture se fait au spectrophotomètre à 500 mµ. Si le standard est stable, onse rapporte à la courbe d'étalonnage sinon on fait une correction par rapport au standard.

-:-

TROISIEME PARTIE

NATURE ET EFFETS DES STIMULI CHIMIQUES ET PHYSIQUES CONTENUS DANS L'ENSILAGE SUR LE DEVELOPPEMENT DU RUMEN DU VEAU

CHAPITRE I.- EFFETS PARTICULIERS DE L'ENSILAGE CHEZ LE VEAU PRECOCEMENT SEVRE

Les informations concernant l'action qu'exerce l'ensilage sur le développement des fonctions du rumen sont rares. Ce phénomène s'explique par le fait que l'ensilage a toujours été considéré comme dangereux pour les jeunes ruminants, d'où une interdiction, formulée à priori, de ne le distribuer aux ruminants qu'à l'âge de 6 mois. Seul le foin a fait l'objet de nombreuses études (MEAD et coll. 1924, SAVAGE et Mc KAY 1942, JACQUOT et ROUX 1951) COLEOU 1955) dont le résultat a été la mise au point de techniques de sevrage précoce des jeunes sujets d'élevage (CHARLET-LERY et coll. 1954, MATHIEU et WEGAT LITRE 1961 b - 1962).

Pourtant, il y a plusieurs dizaines d'années, WHITE et KUELLING (1919), ont montré expérimentalement que le veau pouvait ingérer de l'ensilage de qualité dès son plus jeune âge. Plus récemment, quelques auteurs ont étudié les possibilités de consommation d'ensilage et les performances de croissance chez le veau. En 1954, PORTER et KESLER, expérimentant sur veaux HOLSTEIN, comparent un ensilage à 28 % de matière sèche (85 % luzerne + 15 % graminées) offert dès la naissance associé à un foin du même fourrage, au foin ou à l'ensilage distribués seuls. Ils ne constatent aucune différence significative entre régimes en ce qui concerne les gains de poids enregistrés jusqu'à 5 mois.

SYKES et coll. (1955) confirment ces résultats sur veaux Holstein et Jersey et avec de la luzerne comme seul aliment grossier. Ces études permettent d'envisager la possibilité de distribuer uniquement de l'ensilage aux veaux, dès le plus jeune âge.

Les rares expériences effectuées avec différents types d'ensilage montrent que la valeur alimentaire du fourrage est un facteur primordial. NEWLANDER et RIDDEL (1957), comparant deux ensilages, l'un à 22,1 % de matière sèche et l'autre à 31,6 % distribués à volonté à des veaux, constatent que les animaux, recevant l'ensilage préfané, consomment en moyenne 8,3 % de plus de matière sèche que les autres et ont des gains de poids vif supérieurs à 9,6 %. Dès 1948, MOORE et coll. observaient les mêmes résultats concernant l'avantage donné au préfané. Pour sa part, l'ensilage de maïs semble moins adapté (CONVERSE et coll. 1952, KEENER et coll. 1958, THOMAS et coll. 1959) que l'ensilage de

graminées ou de légumineuses à satisfaire les besoins des très jeunes ruminants du fait de sa faible valeur azotée (45 g. de matières azotées digestibles par Kg de matière sèche).

Seuls PORTER et KESLER (1957) ont étudié l'action éventuelle de l'ensilage sur l'activité microbienne dans le rumen et le développement de cet organe. Mesurée en vitro, l'activité cellulolytique du liquide ruminal prélevé à 8, 10, 12 semaines sur des animaux nourris soit au foin de luzerne (Lot I), soit à l'ensilage de luzerne (Lot II), soit avec un mélange d'ensilage et de foin (lot III) est identique dans les trois lots : (tableau 6).

TABLEAU 6.- Cellulolyse in vitro en % de matières cellulosiques dégradées et développement du rumen (PORTER et KESLER 1957).

Cellulolyse	Régime / Age	I Foin	II Ensilage	III Foin + Ensilage
in vitro en %	8 semaines	53	51	50
	10 semaines	58	60	52
	12 semaines	54	54	59
Poids vif du rumen (Kg)	16 semaines	2,6	2,8	
Capacité du rumen (l)	16 semaines	12,8	13,0	

Ces résultats ne concordent pas avec ceux enregistrés chez l'adulte pour lequel l'aptitude à dégrader la cellulose est plus élevée chez les animaux nourris à l'ensilage (TISSERAND, 1968). Les résultats précédents montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre le foin et l'ensilage en ce qui concerne le développement du rumen. Toutefois, dans ce genre d'études, les valeurs obtenues tant pour la détermination du poids de rumen frais que pour sa capacité sont sujettes à caution du fait des méthodes utilisées.

L'imprécision de nos connaissances quant à l'effet de l'ingestion de l'ensilage sur la croissance du veau sevré précocement et sur sa physiologie digestive (développement des réactions biochimiques dans son rumen et évolution histo-anatomique de l'organe) nous a conduit à mesurer avec précision le dévelop-

pement fonctionnel du rumen que provoque cet aliment et à en identifier les facteurs responsables.

A - Le sevrage précoce du veau avec une ration à base d'ensilage :

1) Les conditions du sevrage :

Cette expérience a été réalisée avec trois lots homogènes de cinq veaux mâles de race Normande, élevés en cases individuelles sur caillebotis de 3 à 20 semaines d'âge. Le sevrage a été effectif à 5 semaines. En raison des besoins azotés élevés des veaux en croissance, nous avons utilisé comme fourrage de sevrage la luzerne (Medicago sativa, variété Flamande). Sur une même parcelle, trois lots comparables de fourrage de 2e coupe ont été récoltés au stade 50 p. 100 boutons floraux, le même jour, et conservés comme suit :

- fenaison par préfanage pendant deux jours, suivie de ventilation en grange (lot I = fourrage de référence).

- ensilage "direct" (24 % M.S.) sans aucun adjuvant, immédiatement après la coupe (lot D),

- ensilage après préfanage, jusqu'à 42 % M.S. pendant 37 heures (lot P), la composition chimique de ces fourrages figure dans le tableau 7.

TABLEAU 7.- Composition chimique des aliments concentrés et des fourrages (en % M.S.)

	Concentré 1er âge (1)	Concentré 2e âge (2)	Foin de luzerne expérimental	Ensilage luzerne "direct"	Ensilage préfané de luzerne
Matières minérales	6,4	6,3	9,2	11,8	10,1
Matières azotées	18,9	14,8	18,7	18,8	20,0
Matières cellulosiques	3,9	4,7	31,0	31,6	29,7
Matières grasses	2,0	2,6	-	-	-
Matières azotées digestibles	16,6	12,8	-	-	-

(1) Formule du mélange : Orge 40 p.100, Blé 18 p.100, Maïs 15 p. 100. Tourteau de soja 17 p.100 Lait Spray 5 p.100. Composé minéral vitaminé 5 p. 100.

(2) Formule du mélange : Orge 56 p.100. Avoine 13 p.100. Blé 9 p. 100. Maïs 8 p.100. Tourteau de soja 4 p.100. Tourteau de lin 3 p. 100. Lait Spray 2 p. 100. Composé minéral vitaminé 5 p. 100.

TABLEAU 8.- Caractéristiques qualitatives des ensilages

	Matière sèche g.‰ frais	Acide acétique g. ‰ frais	Acide butyrique g. ‰ frais	Acide lactique g. ‰ frais	$N\text{-}NH_3$ % N total
Ensilage "Direct" 3 à 5 semaines	226,0	10,6	2,8		24,7
5 à 8 semaines	241,5	10,2	1,0		19,1
8 à 14 semaines	252,4	9,5	2,0	0,4	15,8
14 à 20 semaines	237,1	11,3	0,4		20,3
Ensilage Préfané 3 à 5 semaines	406,8	6,1	-		9,7
5 à 8 semaines	419,6	7,0	-		10,3
8 à 14 semaines	409,5	7,1	-	10,0	10,4
14 à 20 semaines	432,8	6,3	-		9,2

Un lait artificiel commercial contenant 20 p. 100 de matières grasses a été distribué deux fois par jour à la température de 35° C à raison de 6 litres par jour maximum pendant la 4e semaine et 4 litres par jour maximum pendant la 5e semaine. Les quantités de lait offertes ont été progressivement diminuées dès le début de la 5e semaine pour devenir nulles à la fin de cette semaine, en distribuant parallèlement le fourrage, le concentré et l'eau.

Chacun des fourrages expérimentaux a été affecté au hasard à un lot de cinq animaux dès le début de la 4e semaine. Les fourrages ont été distribués en deux repas et l'eau à volonté.

L'aliment complémentaire de sevrage (tableau 7) était un concentré à base de blé et d'orge, céréales particulièrement appréciées par le veau (MATHIEU et WEGAT-LIVRE, 1960). Durant le 1er âge (3-8 semaines), ce concentré dosait 166 grammes de matières azotées digestibles (M.A.D.) au kg de M.S. et était distribué en quantités assurant théoriquement 125 p. 100 des besoins d'entretien, dans le but de compenser la faible consommation inévitable de fourrage pendant cette période. Le concentré 2e âge moins azoté (128 g M.A.D./kg M.S.) était alloué à partir de 8 semaines de façon à couvrir les besoins d'entretien seuls, à concurrence de 1,5 kg par jour et par animal, ce qui permet une consommation maximale de fourrage tout en assurant une croissance satisfaisante (PORTER et KESLER, 1954, 1957).

Les quantités d'aliments consommés ont été déterminées individuellement par pesée journalière des rations distribuées et des refus, les gains de poids par pesée hebdomadaire de 3 à 15 semaines, puis bimensuelle.

2) Croissance et niveaux d'ingestion :

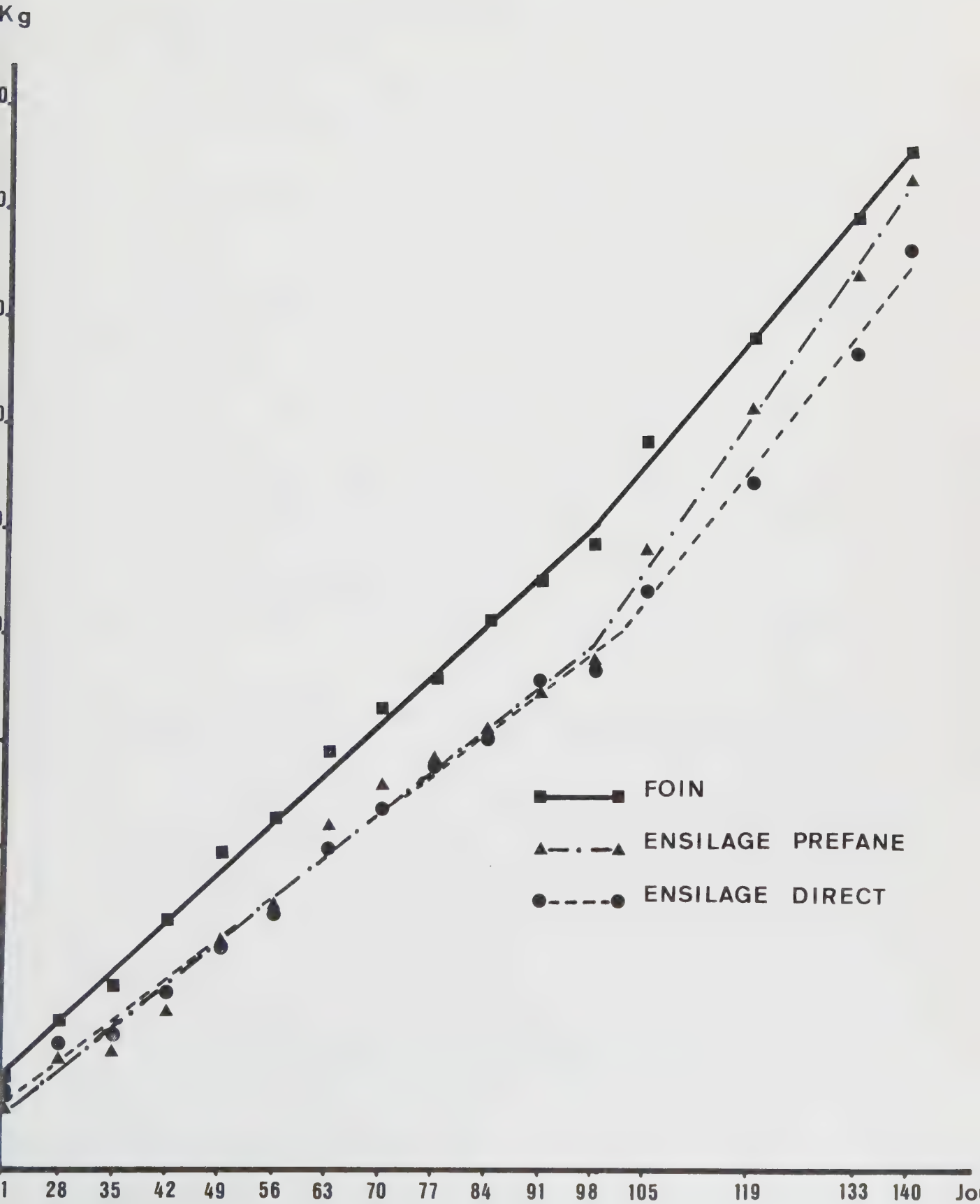
- Etat sanitaire :

D'après les caractéristiques biochimiques des ensilages tableau 8), la qualité du préfané était excellente (pas d'acide butyrique, moins de 10 grammes d'acide acétique ‰ frais et moins de 15 p. 100 N-NH_3 par rapport à N total) ; celle du direct était très moyenne pour les raisons inverses. Néanmoins, la consommation de l'un ou de l'autre n'a provoqué aucun trouble physiologique apparent. Le veau semble donc accepter parfaitement l'ensilage dès l'âge de 3 semaines.

- Croissance :

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les gains de poids de 3 à 20 semaines des animaux des lots F, N et P. En fait, l'examen des courbes de croissance moyenne des animaux des trois lots expérimentaux montre que l'assimila-

GRAPHIQUE 5 GAINS DE POIDS CUMULES



tion de chaque courbe de croissance à une droite est abusive car on observe à priori deux périodes : de 5 à 14 semaines (35 - 98 j.), de 14 à 20 semaines (98 à 140 j.) (graphique 5).

Nous avons calculé pour chacune de ces périodes de croissance et pour chaque lot l'équation de régression du poids en fonction du temps.

Soit Y le poids en kg en fonction du temps X en jours ; l'équation de régression est par définition $Y = a + b\,(x - \bar{x})$

avec $a = \bar{y}$ et $b = \dfrac{\Sigma_i\,(x_i - \bar{x})\,(y_i - \bar{y})}{\Sigma_i (x_i - \bar{x})^2}$, les sommes Σ étant

étendues aux N couples (x_i, y_i) ; b, coefficient de régression de Y par rapport à x représente le gain moyen journalier.

lot foin = de 5 à 14 semaines : $Y_1 = 0{,}656\ X_1 + 46{,}08$
de 14 à 20 semaines : $Y_2 = 0{,}858\ X_2 + 26{,}38$

lot Ensilage naturel =
de 5 à 14 semaines : $Y_3 = 0{,}571\ X_3 + 43{,}05$
de 14 à 20 semaines : $Y_4 = 0{,}912\ X_4 + 7{,}60$

Lot Ensilage préfané =
de 5 à 14 semaines : $Y_5 = 0{,}591\ X_5 + 41{,}74$
de 14 à 20 semaines : $Y_6 = 1{,}046\ X_6 - 3{,}35$

Nous avons vérifié pour chaque équation la linéarité de la régression. Pour ce faire nous avons utilisé la méthode d'analyse de variance (VESSEREAU) en adoptant les symboles suivants.

Pour chaque valeur x nous disposons de plusieurs mesures y. Les valeurs yij de la variable Y se trouvent ainsi réparties dans les k classes, repérées par les valeurs $x_1\ x_2 \cdots\ x_1 \cdots\ x_k$ auxquelles correspondent les moyennes et les nombres de mesures

$$\bar{y}_{10}\quad \bar{y}_{20} \cdots \bar{y}_{io} \cdots \bar{y}_{ko}$$

$$n_1\quad n_2 \cdots n_i \cdots n_k$$

yij (j = 1,2, ... ni) désigne l'une quelconque des n_i valeurs y correspondant à x_i et dont la moyenne est $\bar{y}io$.

Le tableau complet d'analyse de variance se présente sous la forme suivante :

Origine de la variance	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen
Régression linéaire	$Q_R = b^2 \ \Sigma_i ni(xi-\bar{x})^2$	1	-
Ecarts par rapport à la ligne droite	$Q_D = \Sigma_i ni(\bar{y}io-y'_i)^2$	k - 2	$\frac{QD}{k-2}$
Total "entre classes"	$Q_C = \Sigma_i ni(\bar{y}io-\bar{y})^2$	k - 1	$\frac{QC}{k-1}$
Résiduelle (erreur)	$Q_E = \Sigma_{ij}(yij-\bar{y}io)^2$	N - k	$s^2_E = \frac{QE}{N-k}$
Total général	$Q = \Sigma_{ij} (yij - \bar{y})^2$	N - 1	

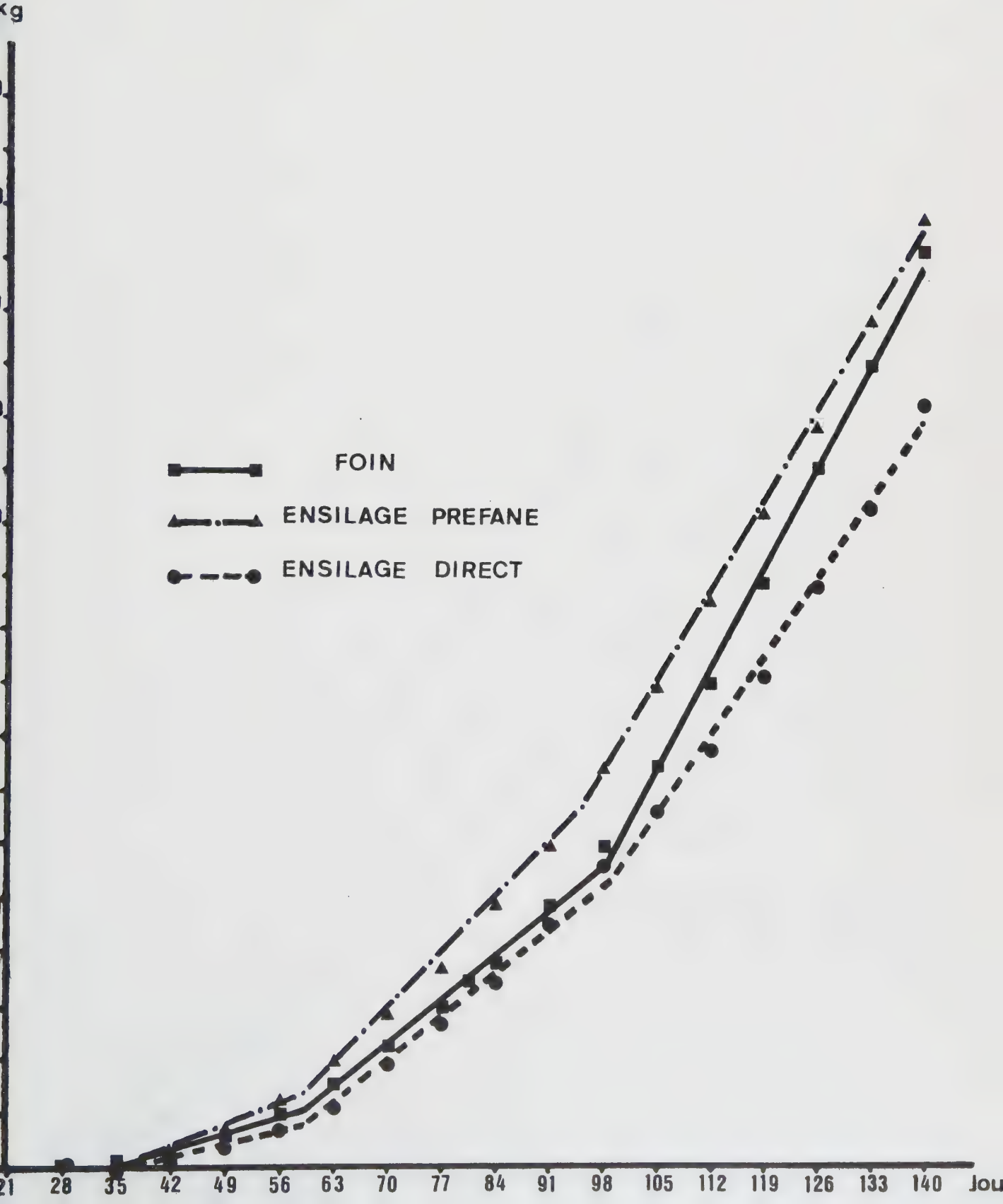
Il suffit de comparer le carré moyen $\frac{QD}{k-2}$, qui suppose que les écarts par rapport à la ligne droite sont purement aléatoires, à la variance de l'erreur s^2_E, pour vérifier ou réfuter l'hypothèse de la linéarité de la régression.

Pour toutes les distributions précédemment envisagées (lots F, N, P de 5 à 14 semaines et de 14 à 20 semaines), les rapports $F = \frac{QD}{k-2} / s^2_E$ respectifs correspondent, dans la table Snedecor, à une probabilité supérieure à 0,05. Il est donc possible d'admettre que les écarts par rapport aux droites de régression sont imputables au hasard d'échantillonnage et de considérer comme linéaire la liaison entre X et Y (au seuil 5%).

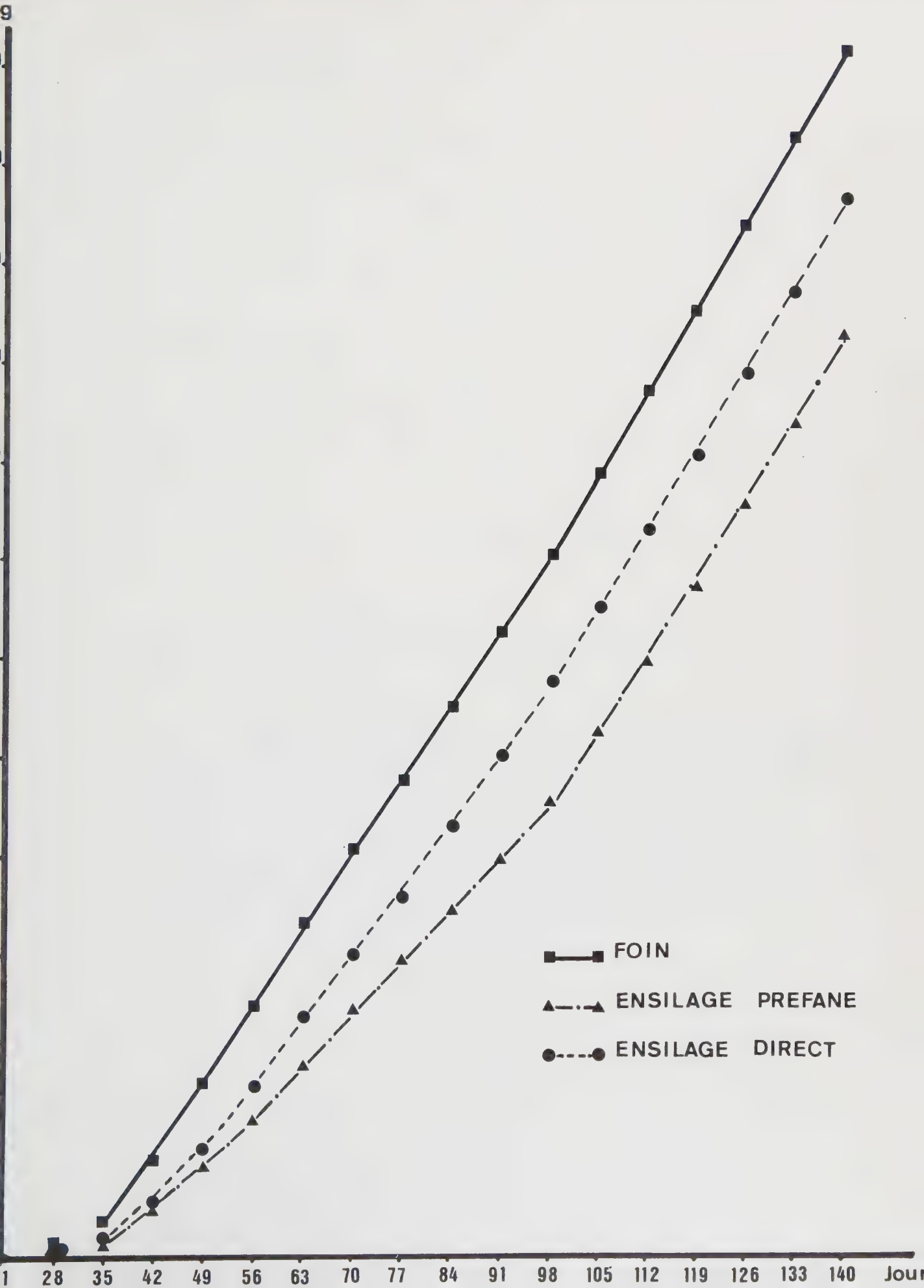
Afin de vérifier notre hypothèse de l'existence de deux périodes distinctes dans chaque courbe de croissance, nous avons comparé les coefficients de régression de chacune des deux équations de régression correspondant à chaque régime. Pour les couples b et b' de coefficients de régression des lots N et P, la différence peut être regardée comme significative car il y a une probabilité (lue dans la table de Student-Fisher) inférieure à 0,01 pour que le rapport $t = \frac{b-b'}{s_{(b-b')}}$ soit dépassé.

Pour chaque période, nous avons comparé deux à deux les gains moyens journaliers entre les trois régimes en recherchant

RAPHIQUE 6 CONSOMMATION CUMULEE DE MATIERE SECHE FOURRAGE



GRAPHIQUE 7 CONSOMMATION CUMULEE DE MATIERE SECHE CONCENTI



si les coefficients de régression respectifs étaient statistiquement distincts.

TABLEAU 9.- Croissance des veaux.

Régimes	Gain de poids vif quotidien (g/j)	
	5 - 14 semaines	14 - 20 semaines
Foins (F)	656 ± 103	858 ± 298
Ensilage direct (N)	571 ± 38	912 ± 98
Ensilage préfané (P)	591 ± 64	1046 ± 186
Interprétation statistique	F - N P < 0,10	F - N P < 0,80
	F - P P < 0,30	F - P P < 0,30
	N - P P < 0,60	N - P P < 0,20

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence dans les gains de poids entre les différents lots et ce pour les deux périodes considérées (Tableau 9).

- Niveaux d'ingestion : l'examen des courbes de consommation cumulées (graphiques 6 et 7) de matière sèche fourrage et concentrés suggère pour certains lots l'existence de trois périodes distinctes : de 35 à 56 jours, de 56 à 98 jours et de 98 à 140 jours. Pendant ces périodes, nous avons assimilé ces courbes de consommation cumulées de matière sèche fourrage et concentrés à des droites. Nous avons vérifié par le test statistique indiqué précédemment la linéarité de ces régressions dont les équations figurent dans le tableau suivant :

Période / Consommation cumulée (Y) en kg de	35 à 56 jours (x)	56 à 98 jours (x)	98 à 140 jours (x)
Matière sèche fourrage :			
- Lot Foin	$Y_F F_1$=0,419X-14,10	$Y_F F_2$=1,160X-57,90	$Y_F F_3$=2,711X-210,43
- Lot ensilage direct	$Y_F N_1$=0,338X-11,93	$Y_F N_2$=1,150X-60,07	$Y_F N_3$=2,083X-152,92
- Lot ensilage préfané	$Y_F P_1$=0,554X-19,63	$Y_F P_2$=1,452X-71,89	$Y_F P_3$=2,457X-168,61
Matière sèche concentré :			
- Lot Foin	$Y_C F_1$=1,036X-33,34	$Y_C F_2$=1,082X-35,14	$Y_C F_3$=1,228X-49,56
- Lot Ensilage direct	$Y_C N_1$=0,718X-23,92	$Y_C N_2$=0,967X-37,36	$Y_C N_3$=1,176X-57,92
- Lot Ensilage préfané	$Y_C P_1$=0,575X-18,46	$Y_C P_2$=0,742X-27,08	$Y_C P_3$=1,146X-67,73

Le coefficient de régression de Y en X représente, pendant chacune des périodes étudiées, la consommation journalière moyenne. Nous avons, pour chaque séquence, calculé la signification des différents coefficients de régression entre régimes (tableaux 10-11).

TABLEAU 10.- Quantité de matière sèche fourrage ingérée

Régime	Consommation journalière en g de matière sèche		
	5 - 8 semaines	8 - 14 semaines	14 - 20 semaines
Foin (F)	419 ± 91	1160 ± 235	2711 ± 534
Ensilage direct(N)	338 ± 53	1150 ± 85	2083 ± 103
Ensilage préfané (P)	554 ± 100	1452 ± 196	2457 ± 411
Interprétation statistique	F - N : P < 0,10 F -P* : P < 0,05 N -P**:P < 0,01	F - N : P < 0,80 F -P* : P < 0,05 N -P**: P < 0,01	F-N** : P < 0,01 F - P : P < 0,50 N - P : P < 0,10

Pour chaque régime, les pentes des trois droites de régression correspondant aux trois périodes envisagées sont significativement différentes sauf pour la consommation de matière sèche concentré par les animaux du lot foin.

TABLEAU 11.- Quantité de matière sèche concentrée ingérée.

Régimes	Consommation journalière en g de matière sèche		
	5 - 8 semaines	8 - 14 semaines	14 -20 semaines
Foin (F)	1036 ± 101	1082 ± 92	1228 ± 158
Ensilage direct (N)	718 ± 106	967 ± 41	1176 ± 85
Ensilage préfané (P)	575 ± 105	742 ± 95	1146 ± 140
Interprétation statistique	F -N**: P < 0,01 F -P**: P < 0,01 N - P*: P < 0,05	F - N*: P < 0,02 F -P**: P < 0,01 N -P**: P < 0,01	F - N : P < 0,60 F - P : P < 0,50 N - P : P < 0,80

3) Discussion et conclusions :

Un régime de sevrage précoce, apportant 200 litres de lait et du concentré jusqu'à un maximum de 1,5 kg par jour, permet d'obtenir chez le veau entre 3 et 20 semaines d'âge, un gain journalier de 700 g avec, comme seul fourrage grossier, de l'ensilage préfané (P) et de 722 grammes avec du foin (F), distribués à volonté. Ces performances sont très satisfaisantes pour des veaux d'élevage. Par contre, l'ensilage direct, de qualité très inférieure au préfané, a assuré une croissance inférieure d'environ 10 % (636 g/jour) en raison d'une consommation de matière sèche totale plus faible, cette réduction portant principalement sur le fourrage. Ce phénomène est bien connu chez l'adulte, la teneur en matière sèche de l'ensilage étant un facteur essentiel des quantités de matière sèche qui en sont ingérées (MOORE et coll., 1960), (MURDOCH 1960, GORDON et coll. 1960).

Nous avons relevé le poids des animaux vivants et l'on peut objecter que des différences dans les poids de contenus digestifs ont pu entrainer des erreurs dans nos résultats. Bien que le volume des ingesta diffère selon le régime, aucun écart systématique entre le poids des contenus des réservoirs gastriques (rumen-réseau + feuillet + caillette) n'a été relevé sur des veaux (2 animaux par régime) abattus à 14 semaines dans une expérience parallèle se déroulant exactement dans les mêmes conditions (9980 grammes pour le lot F, 9452 grammes pour le lot D,

10 030 grammes pour le lot P). Le contenu des autres segments du tube digestif n'a pas été déterminé. Mais comme il représente approximativement, chez le veau âgé de 3 à 4 mois, 25 p. 100 du contenu total du tractus digestif (MATHIEU 1961), il est peu vraisemblable qu'il intervienne dans les différences de gain de poids observées entre les régimes en comparaison.

A 20 semaines d'âge, nous n'avons pas abattu d'animaux et n'avons donc pas de poids du contenu digestif. Néanmoins, d'après STROZINSKI et CHANDLER (1971), il existe chez le veau à 20 semaines une relation très étroite entre le poids du contenu du rumen et la teneur en membranes de la ration, ou le pourcentage de fourrage dans la ration. Or, dans notre étude, les pourcentages de matière sèche fourrage dans la ration totale étaient respectivement à 20 semaines de 70,2 % pour le lot foin, 67,4 % pour le lot ensilage direct et 69,3 % pour le lot ensilage préfané. Ces différences sont insuffisantes pour entraîner des variations importantes du contenu du rumen, d'après l'équation établie par les auteurs précédents. Nous pouvons donc être assurés qu'aussi bien à 14 semaines qu'à 20 semaines, les différences dans les gains de poids observées depuis le début de l'expérience entre les différents lots ne sont pas imputables à des différences dans les contenus digestifs.

Nous avons montré pour les animaux des lots N et P une rupture significative dans la croissance à 14 semaines. Cette rupture existe également pour les animaux du lot F mais n'est pas significative dans nos conditions expérimentales. Le phénomène a été signalé par JAHN et coll. (1970) postérieurement à nos travaux avec des rations très différentes des nôtres. Ces auteurs n'expliquent pas cette observation.

Les gains de poids plus élevés enregistrés après 14 semaines d'âge pour les animaux des lots P et N ne résultent pas uniquement d'une augmentation significative des quantités de matière sèche de fourrage et concentré ingérées (tableaux 10-11) mais également d'une efficacité alimentaire significativement supérieure de 14 à 20 semaines par rapport à la période 5 - 14 semaines (tableau 12).

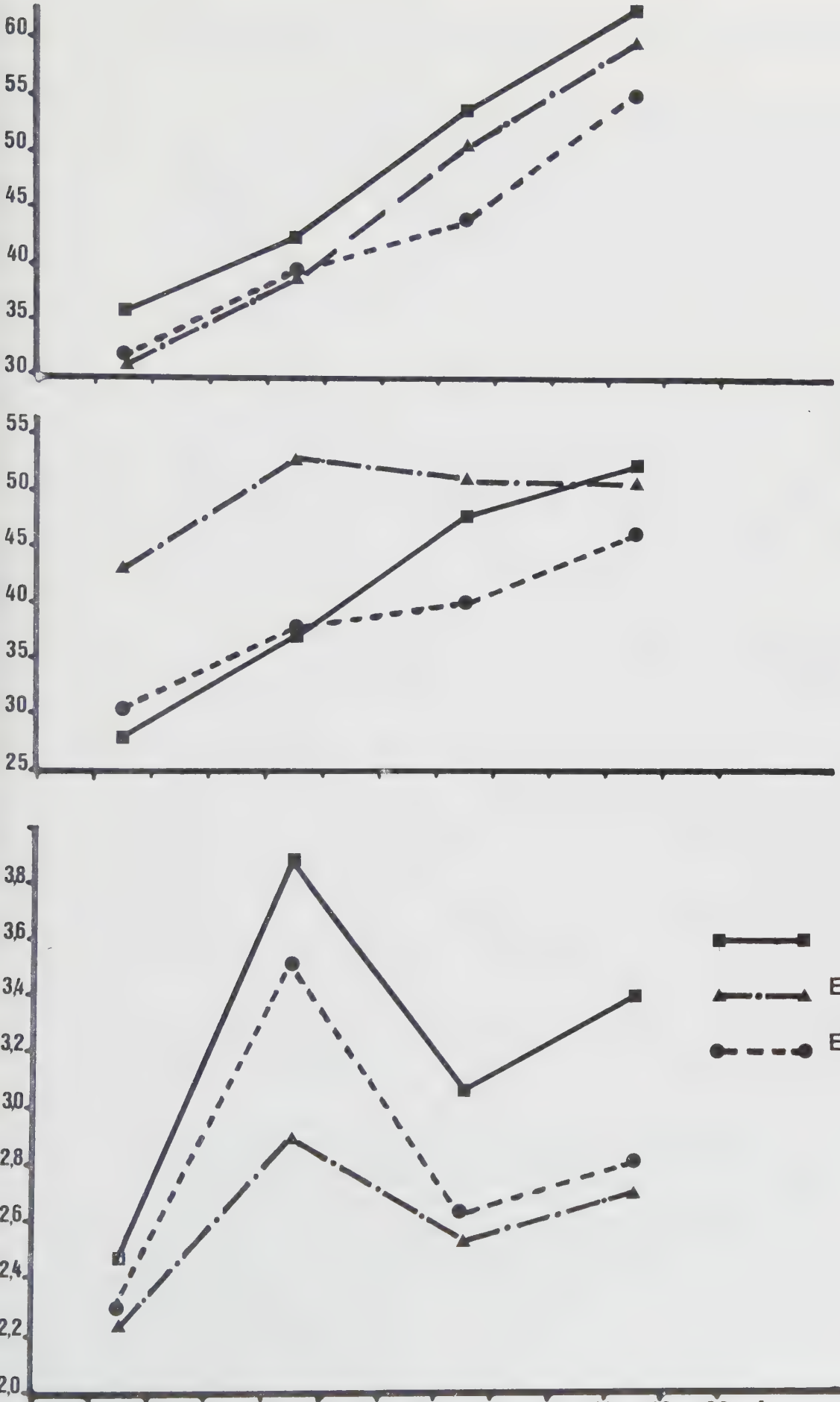
TABLEAU 12.- Indice de consommation de 5 à 14 semaines et de 14 à 20 semaines en U.F./Kg de gain de poids vif.

	5 - 14 semaines	14 - 20 semaines
Lot foin	2,825 ± 0,048	3,185 ± 0,274
Lot ensilage naturel	2,967 ± 0,099	2,737 ± 0,103
Lot ensilage préfané	2,852 ± 0,209	2,481 ± 0,192
Interprétation statistique	F - N P < 0,20 F - P P < 0,90 N - P P < 0,40	F - N** P < 0,01 F - P** P < 0,01 N - P * P < 0,05
Différence 5 - 14 semaines et 14 - 20 semaines	(Foin P < 0,01 (Naturel P < 0,05 (Préfané P < 0,02	

En ce qui concerne les animaux du lot foin, on constate à partir de 14 semaines une augmentation des quantités de matière sèche ingérée, augmentation dûe uniquement à l'accroissement de la matière sèche totale fourrage, et une efficacité significativement moindre que pendant la période précédente.

Si on analyse plus précisément l'évolution de l'indice de consommation (graphique 8), on constate que, dans tous les lots, il y a une augmentation de l'efficacité alimentaire (c'est-à-dire une baisse de l'indice de consommation) de 14 à 17 semaines par rapport à la période 11-14 semaines. Cette augmentation de l'efficacité alimentaire ne peut être dûe qu'à une capacité de digestion accrue : le rapport U.F. fourrage/U.F. total (graphique 8) augmente (lots N et F) ou ne varie pas (Lot F) et le niveau d'ingestion d'énergie s'élève. Pour la période suivante (17-21 semaines), l'indice de consommation augmente légèrement et ce, en raison d'une modification de la composition du croît lorsque l'animal est plus âgé (augmentation de la teneur en graisses et de la valeur calorifique du gain de poids avec l'âge). La capacité de digestion se stabilise donc à partir de 14-17 semaines. L'animal a alors un comportement digestif et métabolique se rapprochant de celui de l'adulte. Certains critères caractéristiques des ruminants adultes (KLEIBER 1961, GEAY 1971) en fournissent des preuves supplémentaires : pourcentage de matière sèche fourrage par rapport à la matière sèche totale de la ration voisine de 2/3, quantités de matière sèche ingérée

GRAPHIQUE 8 INDICE DE CONSOMMATION ET ENERGIE INGEREE



rapportées au poids métabolique constantes à partir de 14-17 semaines d'âge.

14 semaines apparaît comme un âge important dans l'évolution de la physiologie digestive du jeune ruminant. Avant, étant dans la phase intermédiaire de passage du monogastrique au polygastrique, le développement du tractus digestif est en cours, notamment celui du rumen, et l'insuffisance de son développement (tableaux 10, 11, 12) ne permet ni des niveaux de consommation, ni une efficacité alimentaire de la ration (digestion et absorption) suffisants par rapport aux potentialités de l'animal. Après, la disparition de ces deux effets négatifs explique l'accroissement de la vitesse de croissance.

La rupture dans la pente des courbes de croissance étant plus importante pour les animaux recevant de l'ensilage, nous pouvons supposer que le développement de leur rumen est plus rapide et plus important. Ce développement est plus vraisemblablement fonctionnel que volumétrique sinon, les animaux des lots ensilage (P et N) consommeraient davantage de matière sèche fourrage que ceux du lot foin, en raison de l'importance du phénomène de rassasiement volumétrique caractéristique de la régulation alimentaire des ruminants (RUCKEBUSCH, 1968).

La comparaison de l'efficacité alimentaire des rations foin ou ensilage (graphique 6) nous amène à la conclusion : quel que soit l'âge de l'animal, les veaux des lots P et N utilisent mieux l'énergie de leur régime que ceux du lot F. Deux phénomènes peuvent rendre compte de cette différence:

a) La nature et/ou l'intensité de la digestion ruminale : il est vraisemblable que, par rapport au foin, l'ensilage induit dans le rumen des faciès fermentaires particuliers pouvant soit assurer une digestion de certains matériaux (les glucides membranaires par exemple) avec une intensité différente, soit conduire à des métabolites terminaux (acides gras volatils) différents. Or, on sait l'importance de la nature des acides gras volatils formés dans le rendement de l'utilisation de l'énergie métabolisable des rations (BLAXTER, 1962).

b) L'absorption des nutriments : un développement plus important du rumen et notamment de ses papilles peut entrainer une capacité d'absorption supérieure de cet organe et donc une meilleure utilisation de la ration.

Nous avons été amenés, dans cette discussion, à formuler des hypothèses concernant une action spécifique d'un aliment tel que l'ensilage, d'une part sur la nature et l'intensité des réactions biochimiques dans le rumen, et d'autre part sur le développement anatomique de cet organe. C'est à l'étude de ces phénomènes que nous nous sommes intéressés dans le but de préciser la nature des facteurs responsables des effets spécifiques de l'ingestion d'ensilage.

B - Développement anatomique du tractus digestif :

1) Conditions expérimentales :

Parallèlement à l'expérience précédente et sur d'autres animaux recevant dans les mêmes conditions des régimes strictement identiques, nous avons réalisé des abattages successifs (3, 5, 8 et 14 semaines) afin de suivre l'évolution anatomique de leur tractus digestif. Dans chaque groupe (foin, ensilage naturel ensilage préfané), un veau a été sacrifié à jeun à l'âge de 3 semaines (début expérience) et deux veaux (un gros consommateur (G.M.) et un petit consommateur (P.M.) de fourrage) à 5, 8 et 14 semaines. Ces sujets sont désignés d'après des index d'ingestion de matière sèche de fourrage (rapport M.S. Fourrage / M.S. Totale ingérée) (tableau 13) :

TABLEAU 13.- Niveaux d'ingestion des animaux abattus à différentes séquences d'âge

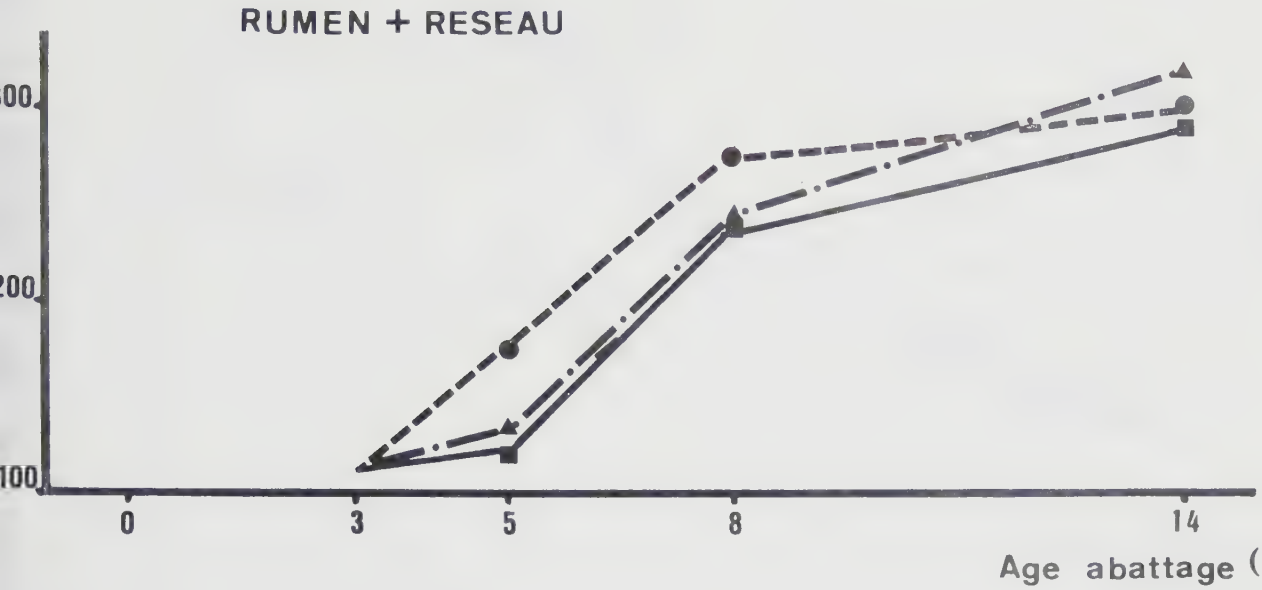
Régimes / Nature de l'animal abattu		Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
		Petit mangeur	Gros mangeur	Petit mangeur	Gros mangeur	Petit mangeur	Gros mangeur
Abattage à 5 semaines	nº du veau	2	25	36	15	12	35
	MS Fourrage (g)	453	873	299	321	391	918
	MS Concentré (g)	1462	1931	2527	2479	953	1063
	MS Totale (g)	1915	2804	2826	2800	1344	1981
	Index fourrage= MS Fourrage/ MS Totale	24 %	31 %	11 %	12 %	29 %	46 %
Abattage à 8 semaines	Nº du veau	11	31	30	14	9	33
	MS Fourrage (g)	4838	13722	2417	7204	5081	13996
	MS Concentré (g)	15750	13714	17483	20589	13392	12818
	MS Totale (g)	20588	27436	19900	27793	18473	26814
	Index fourrage: MS Fourrage/ MS Totale	23 %	50 %	12 %	26 %	28 %	52 %
Abattage à 14 semaines	Nº du veau	4	13	16	3	24	20
	MS Fourrage (g)	30557	52913	29000	46774	32516	56255
	MS Concentré (g)	55570	64490	58401	63606	53799	64317
	MS Totale (g)	86127	117403	87401	110380	86315	120572
	Index fourrage= MS Fourrage/ MS Totale	35 %	45 %	33 %	42 %	38 %	47 %

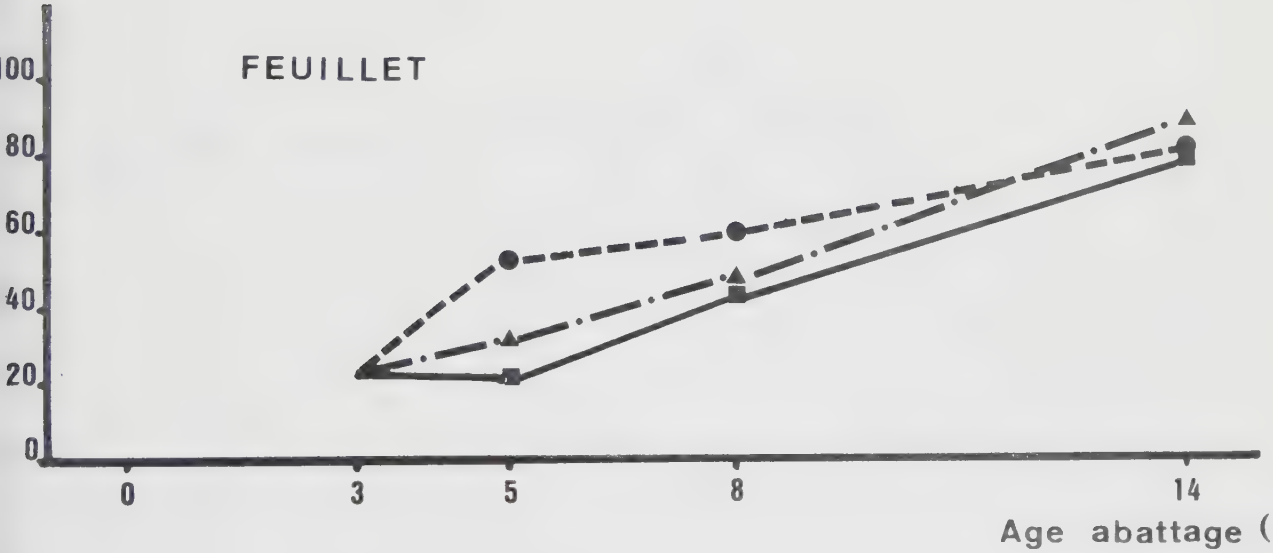
TABLEAU 14.- Evolution du poids sec des compartiments digestifs avec l'âge (en g/100 kg Poids vif)

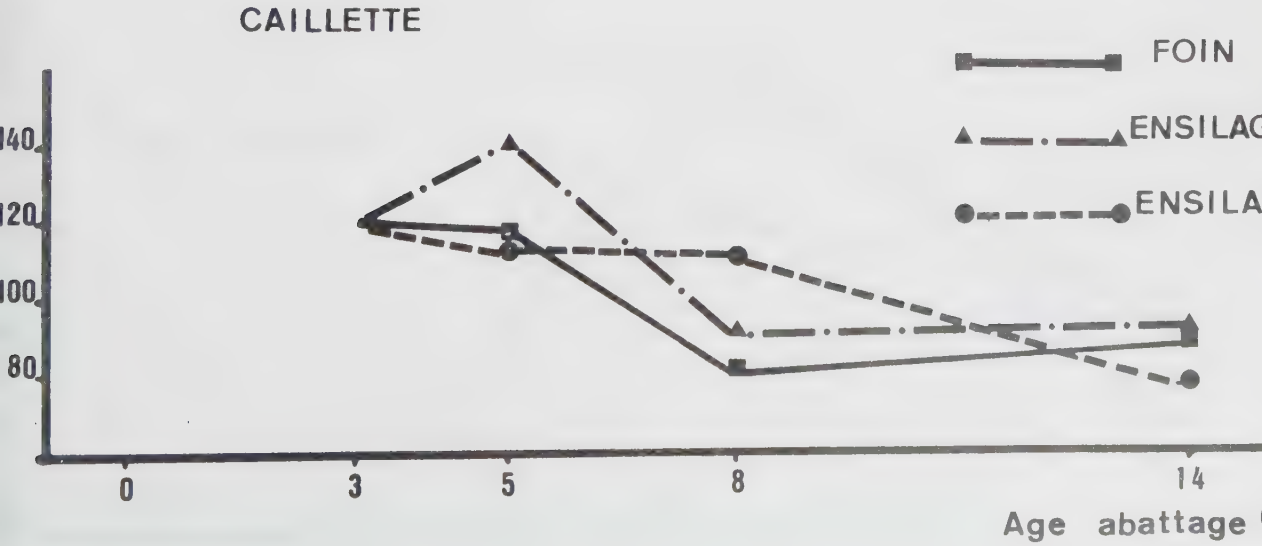
Lot	Lot FOIN				Lot ENSILAGE NATUREL				Lot ENSILAGE PREFANE			
Age abattage en semaines / Organe	3	5	8	14	3	5	8	14	3	5	8	14
Rumen + Réseau	109,1	118,5	239,7	293,8	109,1	173,6	277,3	307,0	109,1	132,1	241,8	320,7
Feuillet	21,9	22,4	43,1	78,7	21,9	51,5	58,5	80,0	21,9	31,3	46,3	89,0
Caillette	119,2	116,5	80,6	87,0	119,2	113,2	109,6	76,0	119,2	139,4	91,4	89,3
Intestin grêle		400,3	569,6	407,9		470,3	491,2	354,1		523,0	541,8	375,0
Gros intestin		333,2	201,1	138,4		330,0	216,7	139,5		207,0	145,4	143,5
Tube digestif total		992,7	1134,1	1005,7		1138,6	1153,3	956,6		1032,8	1066,7	1017,4

RAPHIQUE 9 EVOLUTION DU POIDS SEC DE L'ENSEMBLE RUMEN_RESE

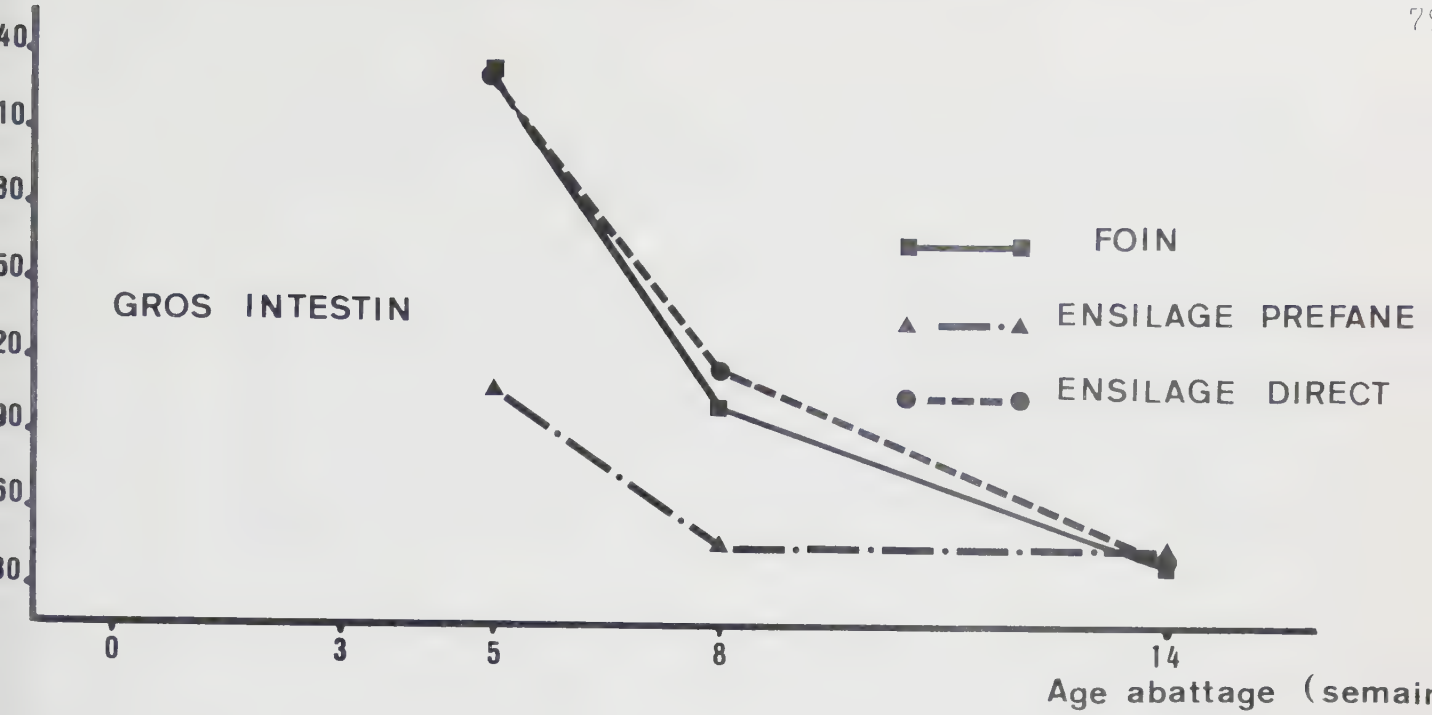
DU FEUILLET ET DE LA CAILLETTE

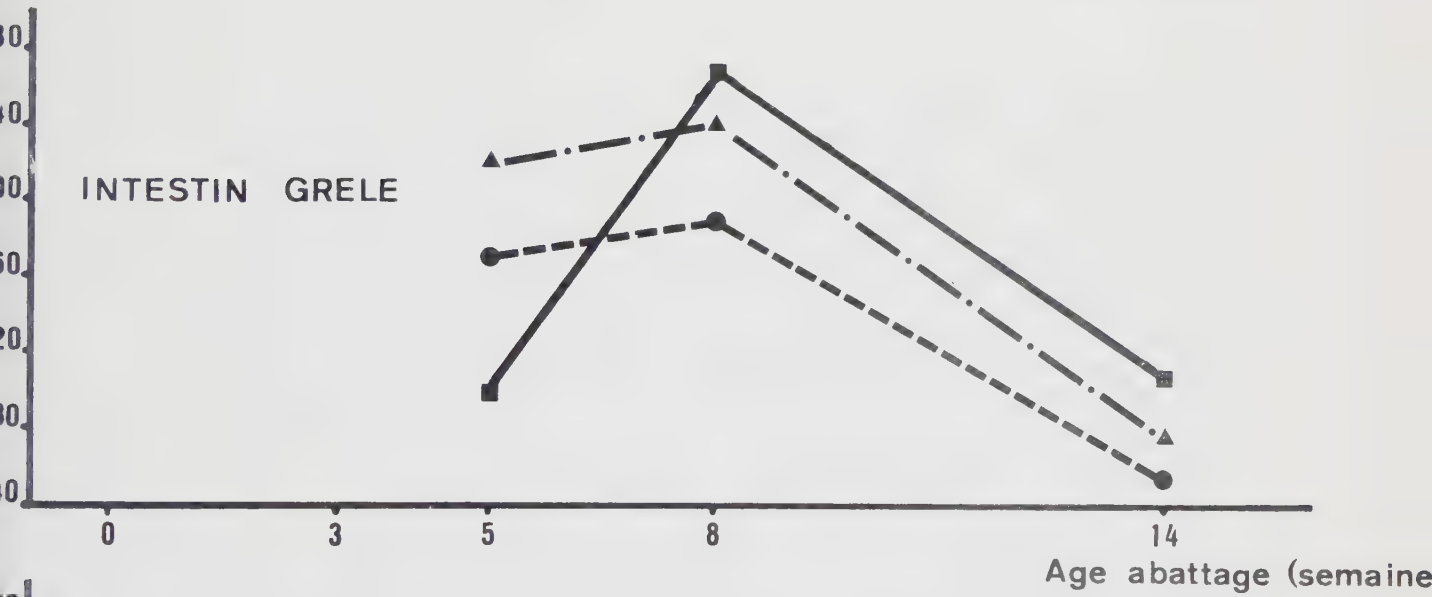






GRAPHIQUE 10 EVOLUTION DU POIDS SEC DU TUBE DIGESTIF TOTAL DE L'INTESTIN GRELE ET DU GROS INTESTIN





Les animaux abattus ont été choisis en fonction d'index de consommation de fourrage comparables ; ceci n'a pas toujours été possible (lot Ensilage Naturel à 8 semaines par exemple) en raison du comportement même des animaux.

Aussitôt après l'abattage, nous avons prélevé l'ensemble rumen-réseau, l'omassum, l'abomasum, le petit intestin, le gros intestin. Ces organes sont vidés et lavés soigneusement. L'ensemble rumino-réticulaire est photographié et quelques centimètres carrés de la paroi du sac ventral du rumen ont été fixés dans le liquide de BOUIN-HOLLANDE en vue de l'examen des papilles (dénombrement des papilles épithéliales/cm2) au binoculaire (grossissement 20-40). La teneur en matière sèche des différents organes a été déterminée par passage à l'étuve des pièces anatomiques.

2) Modifications morphologiques :

a) Evolution pondérale des différents compartiments digestifs :

L'évolution du poids sec par rapport à 100 kg de poids vif des différents organes est rapportée dans le tableau 14. Quel que soit le régime et dans la séquence d'âge étudiée 3-14 semaines), l'ensemble rumen réseau et le feuillet ont une croissance allométrique positive (faiblement positive pour le feuillet) (graphique 9). Ceci est bien connu (MATHIEU 1961a). La croissance de la caillette est allométrique faiblement négative jusqu'à 8 semaines et isométrique ensuite (graphique 9). La croissance du gros intestin est faiblement allométrique négative (graphique 10). La croissance de l'intestin grêle et du tube digestif total est allométrique positive jusqu'à 8 semaines et négative ensuite (graphique 10).

b) Evolution de la muqueuse ruminale :

Quel que soit le régime, le nombre de papilles diminue considérablement avec l'âge, cette régression se fait au bénéfice d'une augmentation de leur taille (longueur et largeur). Cette évolution est extrêmement rapide les 15 premiers jours du sevrage : le nombre de papilles au cm2 passe de 1000 à 300 environ (tableau 15).

TABLEAU 15.- Nombre de papilles au cm2 du sac ventral du rumen.

Age en semaines	Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5	310	300	290	250	420	380
8	255	220	210	180	170	160
14	230	170	170	160	150	118

N.B. : P.M. = Petit mangeur
G.M. = Gros mangeur
Nombre de papilles/cm2 à 3 semaines (moyenne de 3 animaux) = 975 (photo o).

Les animaux gros mangeurs, c'est-à-dire ayant consommé une quantité de matière sèche totale plus élevée avec un pourcentage de fourrage supérieur, ont un développement papillaire toujours plus important que les petits mangeurs.

Des différences importantes ont été enregistrées entre le développement de la muqueuse du sac ventral et du sac dorsal. La comparaison des tableaux 15 et 16 indique nettement un développement papillaire supérieur du sac ventral.

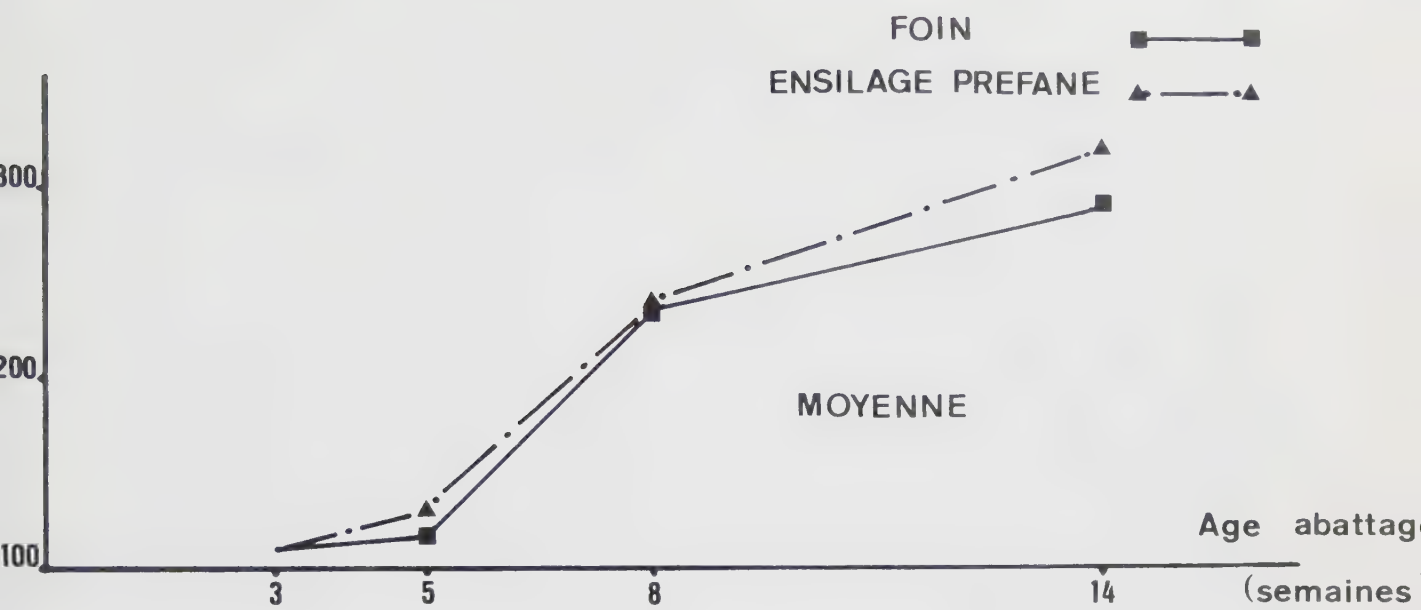
TABLEAU 16.- Nombre de papilles au cm2 du sac dorsal du rumen

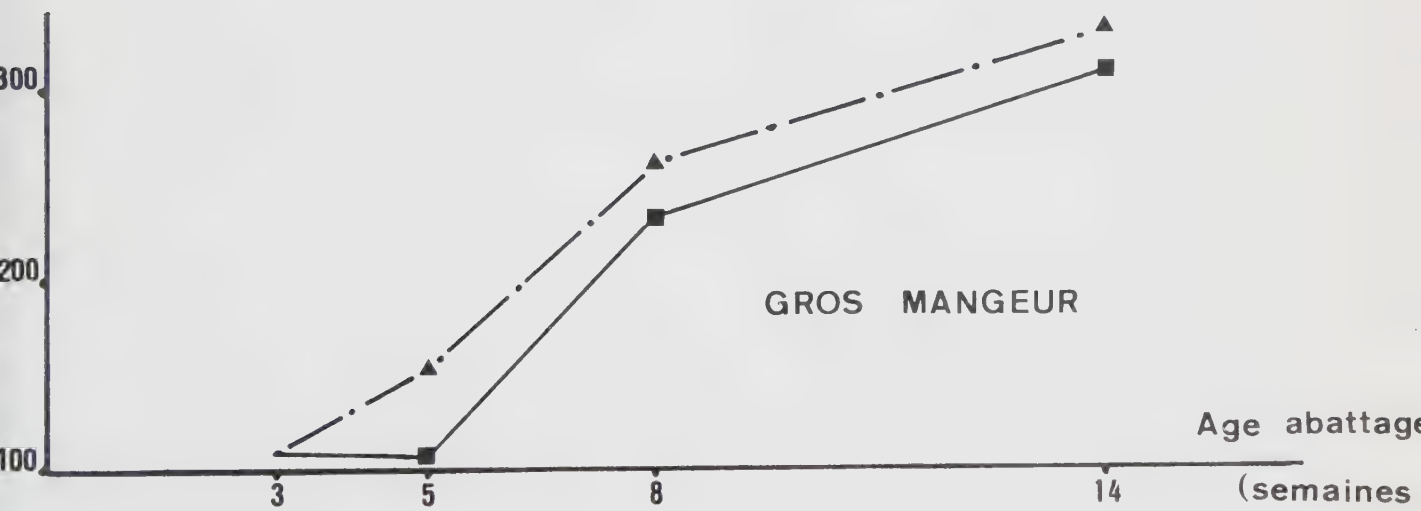
Age en semaines	Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5	460	430	410	340	450	420
8	380	320	300	225	250	230
14	365	230	265	190	215	177

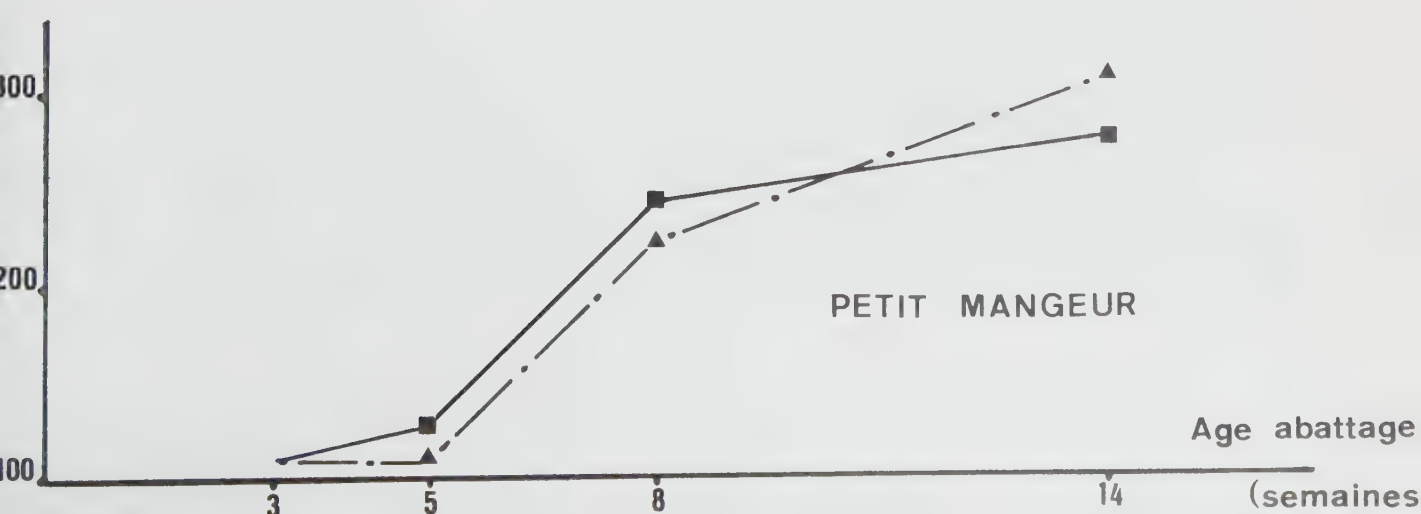
N.B. : P.M. = Petit Mangeur
G.M. = Gros Mangeur
Nombre de papilles/cm2 à 3 semaines (moyenne de 3 animaux) = 1020

GRAPHIQUE 11 VARIATIONS DU POIDS SEC VIDE DE L'ENSEMBL

RUMEN_RESEAU EN FONCTION DE L'AGE ET DU COMPORTEMENT ALIMENTAI







c) Influence du régime :

- Au niveau du développement anatomique du rumen :

Une influence nette du régime se manifeste au niveau de la croissance (et de sa vitesse) du rumen-réseau et du feuillet en faveur des veaux ingérant de l'ensilage (graphique 9)

- Comparaison Ensilage Préfané - Foin :

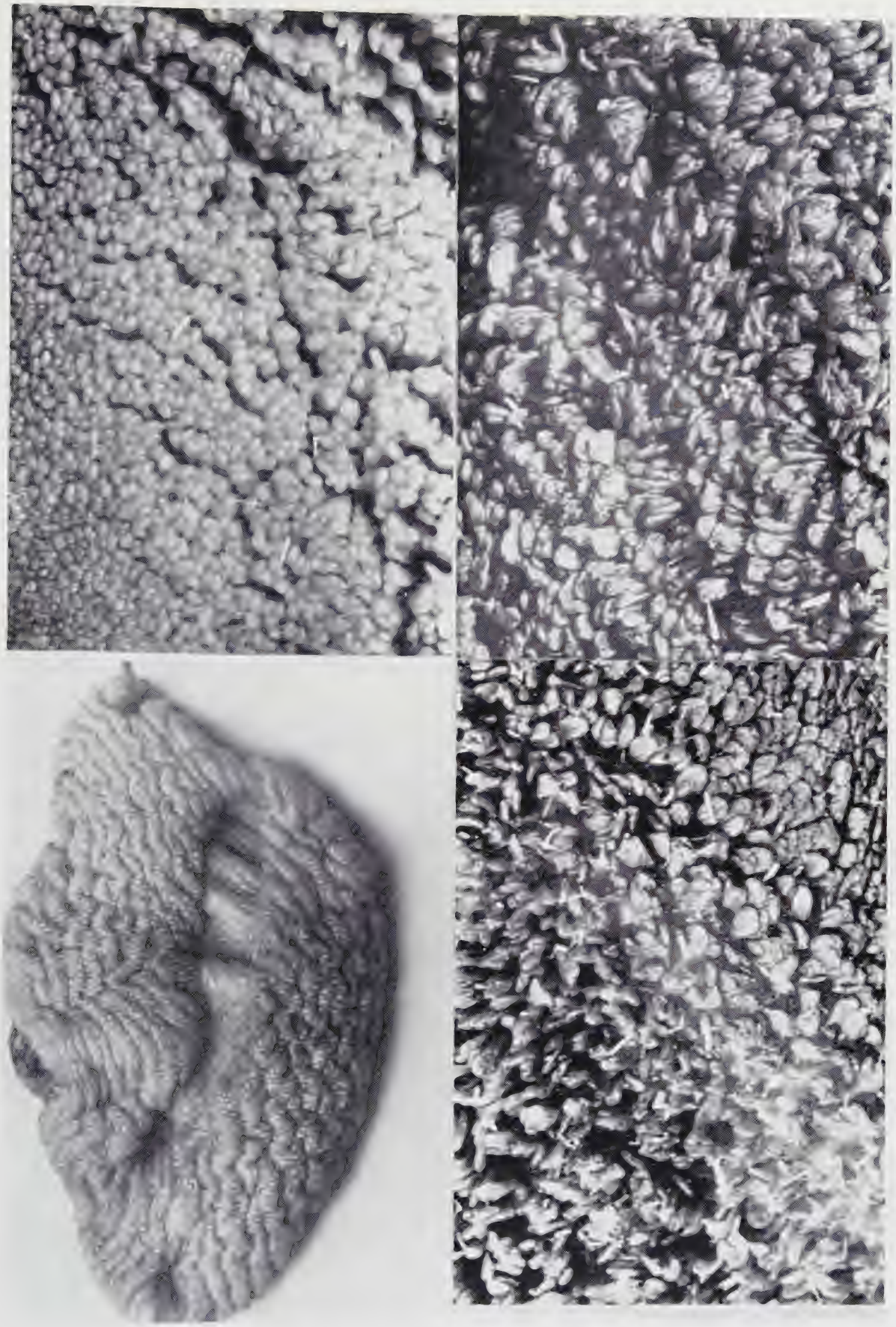
Les animaux abattus sont comparables au point de vue niveau d'ingestion et index fourrage à 5, 8 et 14 semaines. On note des différences dans le développement du rumen selon le régime entre petit mangeur et gros mangeur (graphique 11). Pour les animaux petits mangeurs, le développement du rumen entre les deux lots ne se différencie qu'après 8 semaines d'âge, c'est-à-dire lorsque le rapport MS fourrage ingérée / MS totale est supérieur à 30 %. Pour les animaux gros mangeurs, la vitesse de croissance du rumen des veaux ingérant de l'ensilage est déjà supérieure à celle du foin dès la 5e semaine, âge auquel l'index fourrage est déjà supérieur à 30 %. De la comparaison de ces deux lots et des différences existant dans l'état évolutif du rumen en fonction de l'index fourrage, il apparaît que, dès qu'un certain pourcentage de fourrage dans la ration est atteint, des différences apparaissent dans le développement de la paroi du rumen selon le régime foin ou ensilage. En deça de ce pourcentage, le développement du rumen paraît davantage lié aux quantités de matière sèche ou de concentré ingérées.

- Comparaison Foin - Ensilage Naturel

Ensilage naturel - Ensilage Préfané

Les animaux recevant de l'ensilage naturel ont eu des niveaux d'ingestion de MS fourrage jusqu'à 8 semaines très inférieurs aux niveaux d'ingestion foin et ensilage préfané (tableau 13). La comparaison des résultats d'abattage à 5 et 8 semaines est donc difficile. Les poids de rumen plus élevés à 5 et 8 semaines des veaux recevant de l'ensilage naturel ne sont donc pas forcément dûs à la nature du fourrage mais peuvent être également la cause d'une ingestion plus élevée de concentrés. Cette dernière hypothèse se trouve vérifiée par les résultats de l'abattage de 14 semaines : lorsque les index de fourrage sont identiques entre les trois lots, les poids des rumens des animaux recevant de l'ensilage naturel se trouvent intermédiaires (petit mangeur ou gros mangeur) entre ceux des lots Foin et Préfané. On peut donc penser, ce qui corroborre la conclusion précédente, qu'à 5 et 8 semaines, le pourcentage de M.S. fourrage par rapport à M.S. totale ingérée étant < à 30 %, les différences observées dans les gains de poids de rumen sont davantage liées à des différences dans les quantités de concentré ingérées qu'à la nature du fourrage.

Développement papillaire témoin : Muqueuse ruminale de veaux ayant reçu une alimentation lactée et abattus à trois semaines d'âge. Noter le faible développement papillaire (petites papilles arrondies, peu individualisées) et l'aspect blanchâtre de la muqueuse Photo 0	PAROI du RUMEN (ATRIUM) Foin Photo 1
PAROI du RUMEN (ATRIUM) Ensilage préfané Photo 2	PAROI du RUMEN (ATRIUM) Ensilage direct Photo 3



VUE DETAILLEE DE LA PAROI DU RUMEN

Foin	Ensilage direct
Photo 4	Photo 5

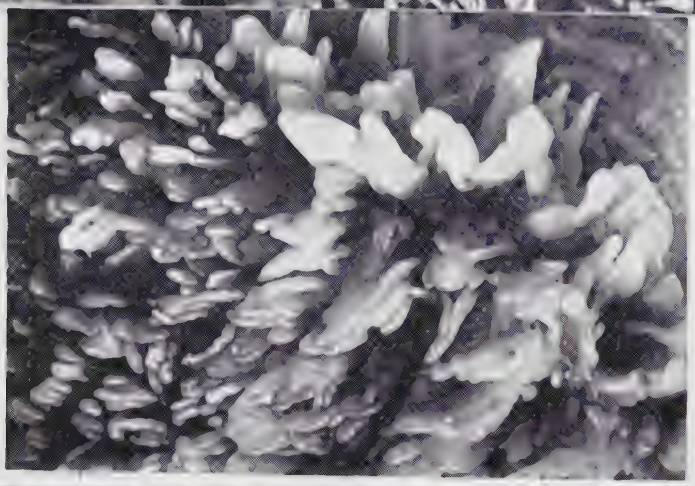
VUE DETAILLEE DE LA PAROI DU RUMEN

Ensilage préfané

Photo 6

ASPECT INTERNE DU RUMEN

Foin	Ensilage direct	Ensilage préfané
Photo 7	Photo 8	Photo 9



F13
N16
P24

- Au niveau du développement papillaire :

Des différences nettes entre régimes sont mises en évidence à partir de 8 semaines d'âge : en prenant le lot foin pour référence, les parois du rumen des sujets nourris à l'ensilage ont des papilles moins nombreuses mais plus développées (photos 1-2-3-4-5-6). La différence entre les deux types d'ensilage est très faible, elle est toutefois un peu plus marquée à 14 semaines.

Par ailleurs, les papilles des animaux nourris au foin sont de couleur beaucoup plus claires que celles des animaux nourris à l'ensilage préfané (brun clair) et à l'ensilage "direct' (brun foncé) (photos 7-8-9).

3) Discussion et conclusions :

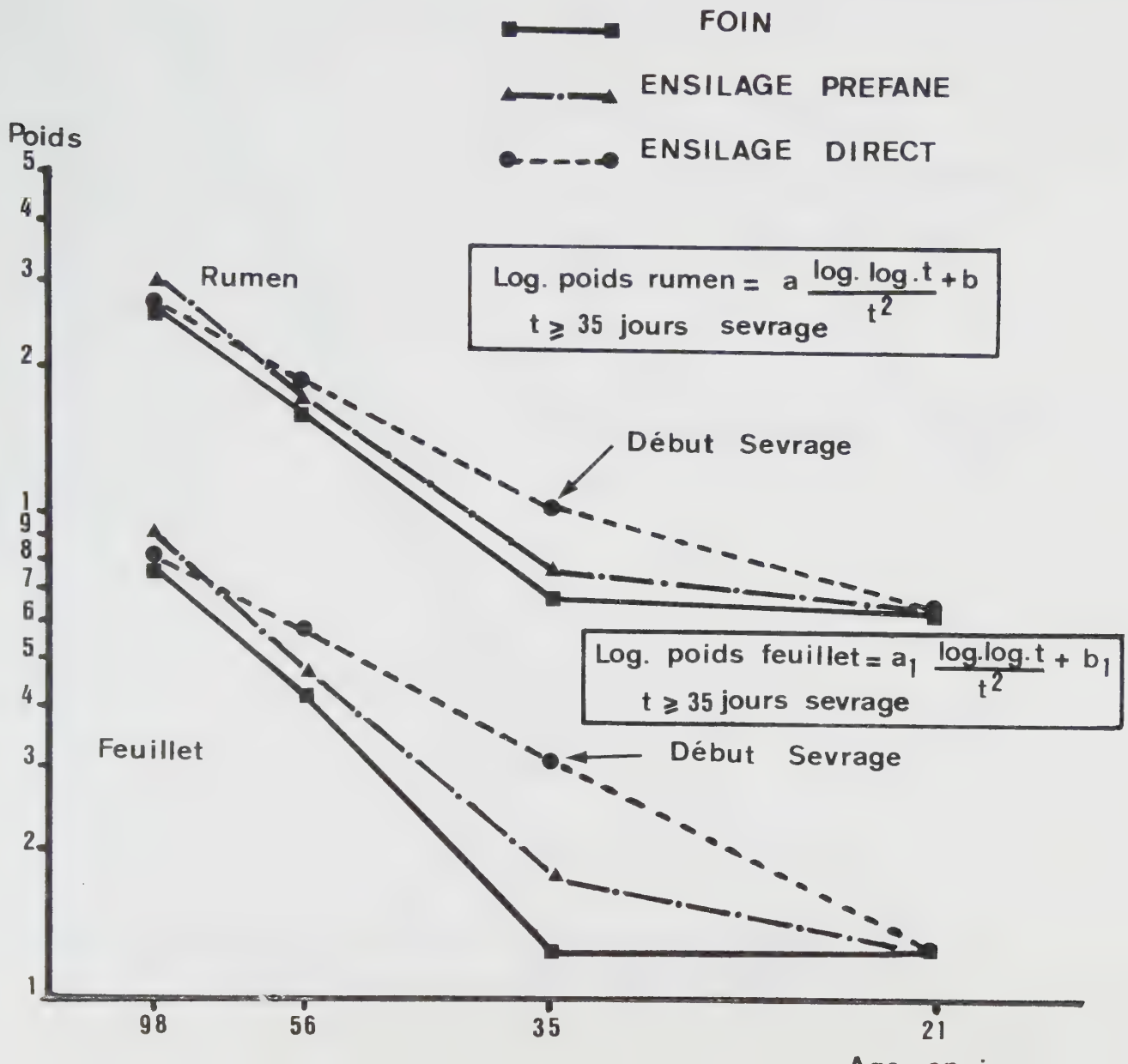
Nous avons retrouvé sur la période que nous avons expérimentée les résultats classiques concernant le développement allométrique négatif de la caillette (MATHIEU 1961a, WARDROP 1960). Nous constatons, par contre, une croissance allométrique également négative à partir de 2 mois pour le tube digestif total, ce qui est en désaccord avec les résultats de MATHIEU (1961a). Ne disposant que d'un point de référence (14 semaines) après 8 semaines, il nous est difficile de conclure à la réalité de ce phénomène. Une étude sur une plus longue période aurait seule pu nous permettre d'avoir une idée précise sur l'évolution du poids du tube digestif total par rapport au poids vif.

En accord avec les résultats de BROWLEE et coll. (1956), de FLATT et coll. (1956), de MATHIEU (1961), de STOBO et coll. (1966), c'est la suppression totale de lait (à 5 semaines dans nos conditions expérimentales) et comme corollaire l'ingestion d'aliments solides qui entraîne un développement accéléré du rumen (graphique 9). En raison des différences importantes de développement du rumen que nous avons mises en évidence dans la présentation précédente des résultats le concernant, il nous a paru intéressant de chercher une représentation graphique simple (la droite par exemple) du développement du poids du rumen sec en fonction du temps afin de pouvoir plus précisément caractériser chaque régime. A la suite d'un travail d'approximation, nous avons abouti à une relation du type :

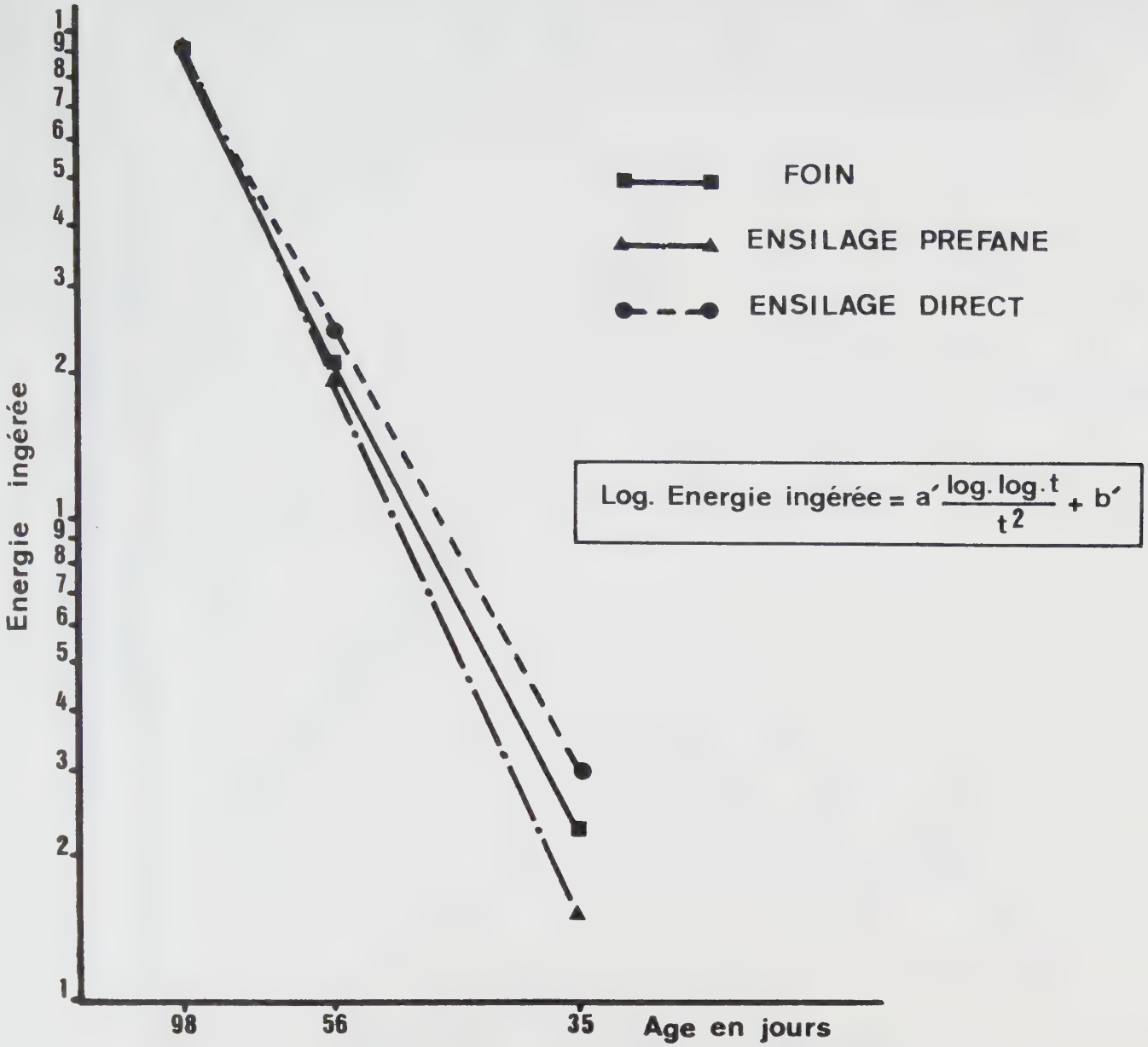
$$\text{Log } P = a \frac{\log \text{Log } t}{t^2} + b$$ où P est le poids du rumen sec

et t l'âge d'abattage, a et b étant deux constantes caractéristiques du régime alloué à l'animal (graphique 12). Nous remarquons très nettement que cette relation n'est valable qu'à partir du début du sevrage (35 jours). La même relation s'applique à l'évolution du poids sec du feuillet avec l'âge quel que soit le régime, tout en étant moins étroite que pour le rumen. Le feuillet suit donc la même loi de développement que le rumen et si nous ne nous intéresserons par la suite de cette thèse qu'au rumen, il est

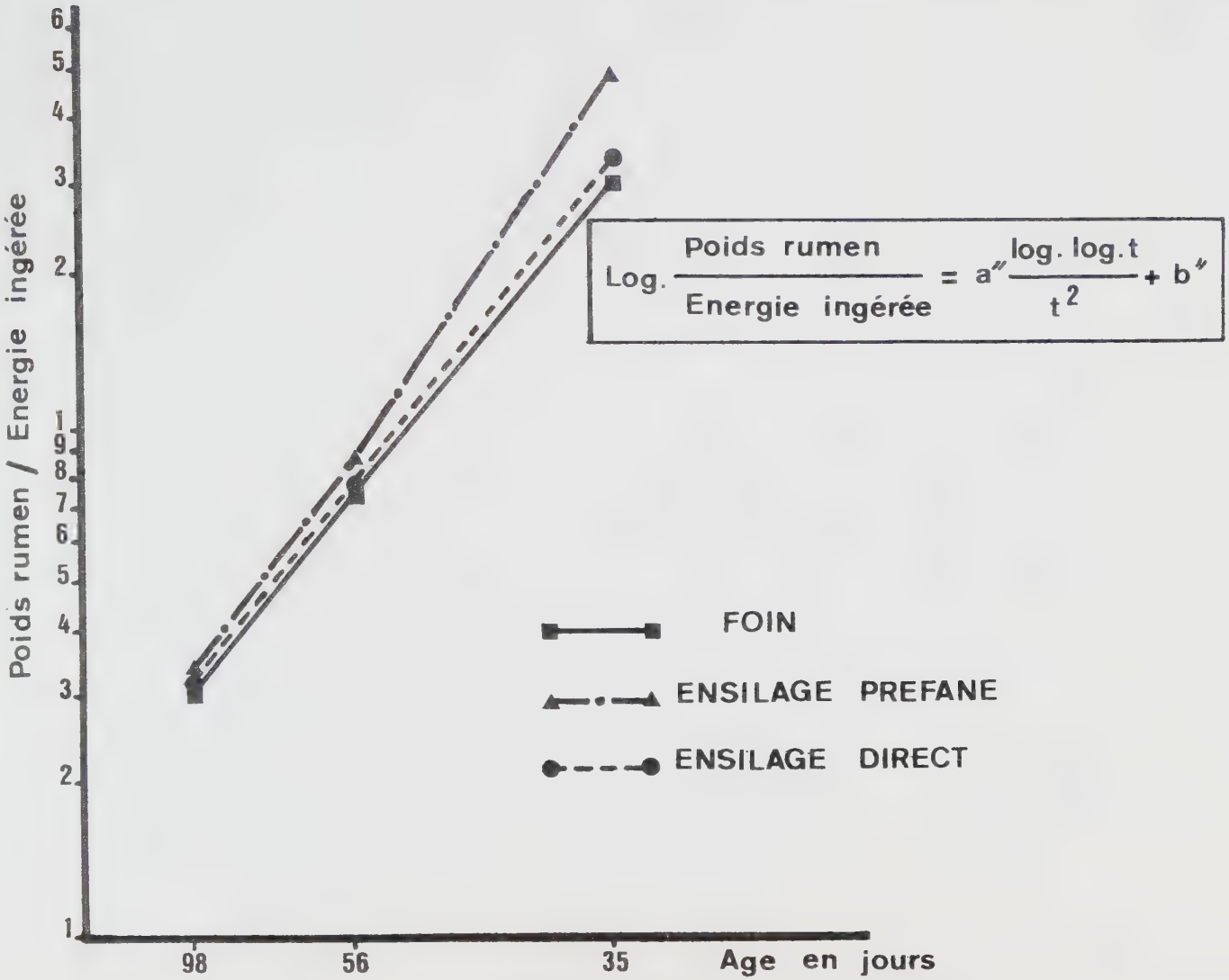
GRAPHIQUE 12 EVOLUTION DE POIDS DU RUMEN ET DU FEUILLET SECS EN FONCTION DE L'AGE



GRAPHIQUE 13 EVOLUTION DE LA QUANTITE D'ENERGIE INGEREE EN FONCTION DE L'AGE



GRAPHIQUE 14 EVOLUTION DU POIDS DU RUMEN RAPPORTE A L'ENERGIE INGEREE EN FONCTION DE L'AGE



vraisemblable cependant que le déterminisme du développement du feuillet est relativement voisin.

La fonction mathématique précédente est très complexe mais correspond certainement à un phénomène physiologique réel. La même fonction en effet correspond à une évolution linéaire de l'énergie ingérée en fonction du temps :

Log Energie Ingérée : $a' \frac{\text{Log Log}t}{t^2} + b'$ où l'énergie ingérée est (graphique 13) exprimée en unités fourragères en prenant comme valeur énergétique des aliments les valeurs suivantes =
foin = 0,52 UF/kg M.S.
Ensilage direct = 0,50 UF/kg M.S.
ensilage préfané = 0,54 UF/kg M.S.
concentré = 1,14 UF/kg M.S.

Si nous rapportons le poids du rumen sec à l'énergie ingérée, nous obtenons sensiblement une droite (graphique 14) comme on pouvait s'y attendre d'après les deux relations précédentes. Le développement de la paroi du rumen est donc en relation très étroite avec l'énergie d'aliments solides ingérés (foin + concentrés). Ceci est en accord avec les théories de BROWLEE et de FLATT, WARNER et LOOSLI (1956).

Des différences entre régimes apparaissent ; d'une part, la relation développement du rumen - énergie ingérée est très étroite avec le régime foin, mais l'est moins avec le régime ensilage naturel et surtout ensilage préfané. Ceci nous conduit à supposer que d'autres déterminismes que l'énergie peuvent exercer leur action avec de tels régimes. D'autre part, l'efficacité énergétique des différentes rations pour l'élaboration des tissus du rumen est par ordre croissant : Ensilage préfané > Ensilage naturel > Foin (graphique 15 et tableau 17). A partir de la comparaison du rapport $\frac{\text{poids du rumen}}{\text{énergie ingérée}}$ pour les animaux petits mangeurs et de celui des animaux gros mangeurs (graphique 15), il apparaît que les différences entre régimes sont faibles pour les animaux petits mangeurs et nettes pour les gros mangeurs. La nature du fourrage pour ces animaux qui ont un index de consommation de matière sèche fourrage élevé semble donc déterminante vis à vis des différences enregistrées entre régimes dans l'efficacité énergétique de la ration pour la constitution des tissus ruminaux. En d'autres termes, si les hypothèses de BROWLEE et de FLATT concernant le déterminisme global du développement du rumen sont exactes, l'ensilage doit induire dans le rumen des fermentations conduisant à des produits terminaux (A.G.V.) étant particulièrement efficaces pour le développement du rumen. Mais nous ne pouvons rejeter à priori l'hypothèse que d'autres stimuli que les nutriments énergétiques ne puissent être responsables du développement

DE L'AGE ET DU NIVEAU D'INGESTION

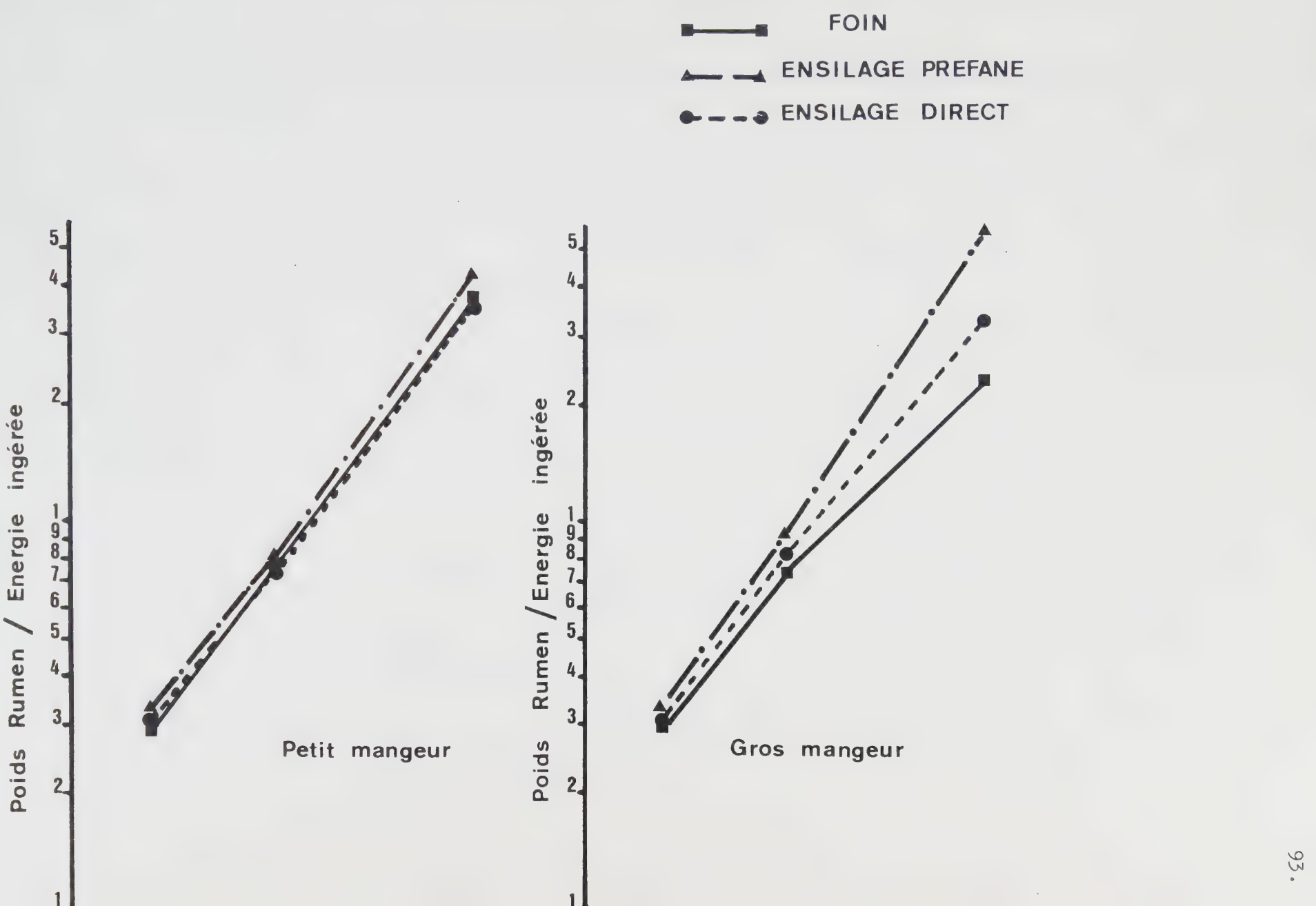


TABLEAU 17.- Efficacité énergétique de la ration pour le développement de la paroi ruminale

		Foin		Naturel		Préfané	
		P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
Abattage à 5 semaines	U.F. ingérées	1,91	2,65	3,03	2,99	1,30	1,71
		Moyenne = 2,28		Moyenne = 3,01		Moyenne = 1,71	
	g Rumen sec / U.F. ingérée	37,96	23,58	36,14	33,11	45,77	56,14
		Moyenne = 30,77		Moyenne = 34,63		Moyenne = 50,96	
Abattage à 8 semaines	U.F. ingérées	20,48	22,77	21,14	27,07	18,01	22,17
		Moyenne = 21,63		Moyenne = 24,11		Moyenne = 20,09	
	g Rumen sec / U.F. ingérée	7,62	7,47	7,19	8,20	7,77	9,29
		Moyenne = 7,55		Moyenne 7,70		Moyenne = 8,53	
Abattage à 14 semaines	U.F. ingérées	79,24	101,03	81,03	95,90	78,89	103,70
		Moyenne = 90,14		Moyenne = 88,49		Moyenne = 91,30	
	g Rumen sec / U.F. ingérée	2,93	2,95	3,04	3,16	3,25	3,30
		Moyenne = 2,94		Moyenne = 3,10		Moyenne = 3,28	

accru du rumen avec des régimes à base d'ensilage.

En premier lieu, la teneur en ammoniaque de l'ensilage est très élevée (tableau 8). En second lieu, les rations à base d'ensilage sont d'une part plus volumineuses que celles à base de foin en raison de leur forte teneur en eau et d'autre part conduisent à une ingestion d'eau nettement plus importante.

Or, d'après RUCKEBUSCH (1966), il existe une relation étroite entre la quantité d'eau consommée et le comportement mérycique des ruminants, la durée de rumination étant accrue dans le cas de surcharge hydrique. Hypermérycisme allant de pair avec hypermotricité, il est concevable que l'ensilage puisse constituer un stimulus mécanique plus efficace que le foin pour le développement du rumen en faisant les hypothèses complémentaires soit d'une action mécanique du frottement exercé par les fragments de fourrage sur l'épithélium ruminal, lors de leur brassage soit d'une relation entre l'importance du travail musculaire du rumen et le développement de sa paroi.

Ainsi, un nombre important de stimuli chimiques ou physiques peuvent être à priori rendus responsables du développement plus important de la paroi du rumen de veaux ingérant de l'ensilage. Quelle est leur nature, lesquels affectent plus particulièrement la muqueuse ou la musculeuse du rumen ? Il nous est difficile de le préciser pour l'instant. Certains sont cependant plus particulièrement aptes à stimuler le développement papillaire, puisqu'il est plus important pour les veaux recevant de l'ensilage. Cet aliment induit donc un développement structural de la muqueuse ruminale susceptible d'augmenter les capacités d'absorption de l'organe et par là même d'accroître l'utilisation énergétique de la ration. D'autres phénomènes peuvent-ils en rendre compte ?

C - Comportement alimentaire comparé de veaux recevant soit du foin soit de l'ensilage :

1) Matériel et méthodes :

Nous avons utilisé deux veaux mâles de race Normande d'un poids de 300 kg en moyenne, chacun recevant le même fourrage (luzerne) conservée soit par fenaison, soit par ensilage direct (tableau 18) ad libitum et distribué en deux fois (8 h. à 8 h 30 17 à 17 h 30).

TABLEAU 18.- Composition des aliments de l'étude du comportement alimentaire

Composition en % M.S. / Nature de l'aliment	Matières minérales	Matières cellulosiques	Matières azotées
Foin de luzerne	7,98	33,19	17,43
Ensilage direct de luzerne	12,71	30,43	19,46

Après une première période d'accoutumance de 3 semaines aux régimes, le comportement alimentaire a été enregistré pendant 5 jours (période I) par la technique de RUCKEBUSCH précédemment décrite. Les régimes ont alors été inversés entre animaux et, après une seconde période d'accoutumance de même durée, le comportement alimentaire a de nouveau été enregistré (période II). Les quantités ingérées sont mesurées journellement par pesée des quantités offertes et refusées. L'ingéré sec est calculé après détermination des matières sèches du distribué et des refus.

2) Résultats :

L'ensemble des résultats est rapporté dans les tableaux 19 ét 20.

a) Prise de nourriture :

Exprimée en p. 100 du nycthémère, la durée de prise de nourriture ne diffère significativement (P = 0,05) ni d'un animal à l'autre, ni d'un régime à l'autre (tableau 21).

TABLEAU 21.- Durée totale de la prise de nourriture (en p. 100 de 24 heures).

Régime alimentaire / Veau	FOIN	ENSILAGE
Animal A	32,1 $\pm$ 2,3	32,6 $\pm$ 5,6
Animal B	32,5 $\pm$ 2,7	29,0 $\pm$ 4,0
Moyenne	32,2 $\pm$ 1,3	30,4 $\pm$ 2,8

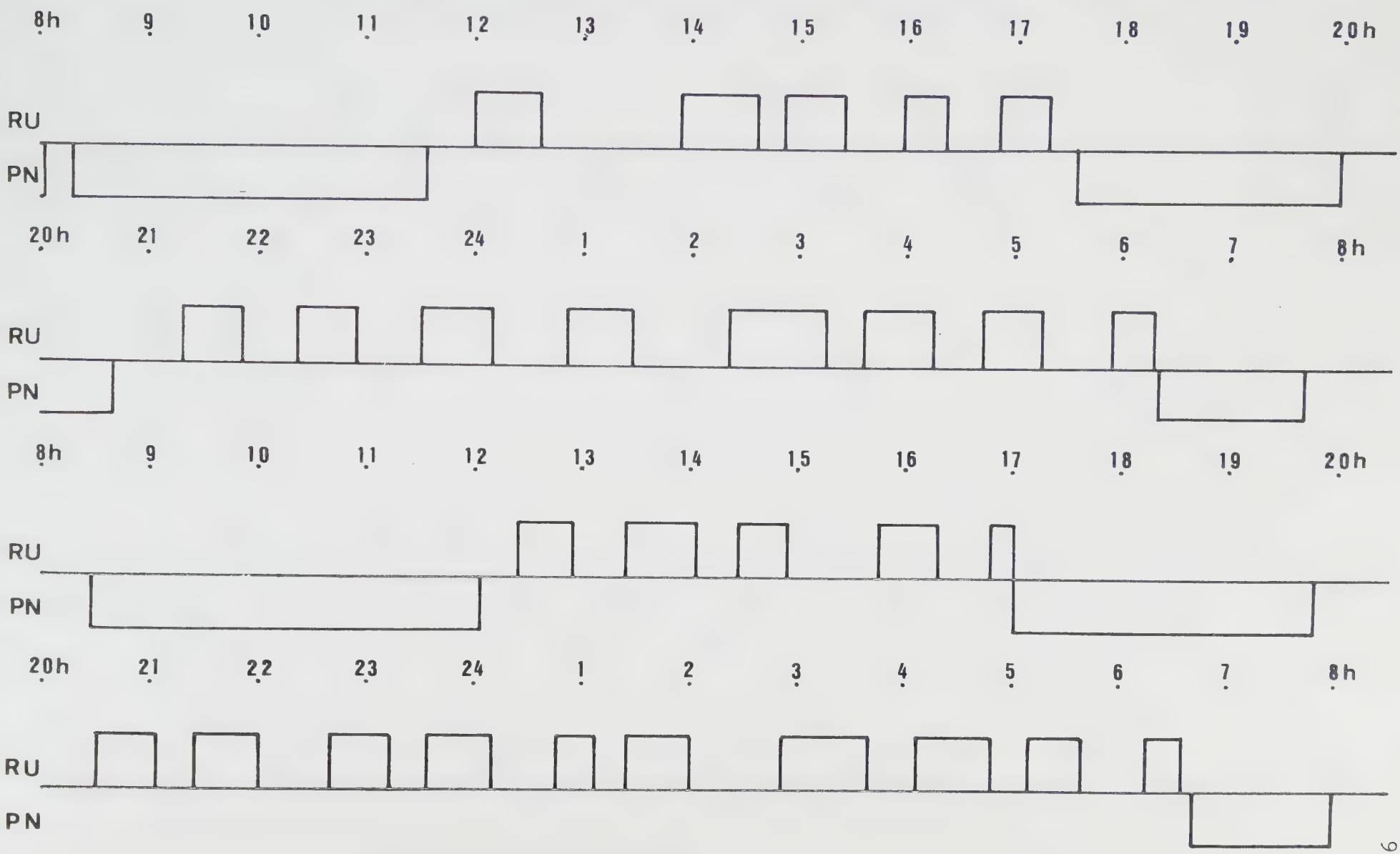
TABLEAU 19.- Influence de l'ingestion d'ensilage sur le comportement alimentaire du veau

Quantité de M.S. (g) ingérée en 24 heures	Prise de nourriture				Rumination						Repos	
	Durée globale en minutes	Durée % du nycthémère	Nombre de repas	Rendement d'ingestion	Durée globale en minutes	Durée % du nycthémère	Nombre de périodes	Nombre de cycles mérycliques	Durée moyenne des cycles	Temps de rumination pour 100gMS ingérées	Durée globale en minutes	Nombre de période
Animal A												
3 780	399	27,7	12	10,56	456	31,7	14	605	0,75	12,06	585	22
5 150	486	33,8	10	9,44	465	32,3	12	645	0,72	9,03	489	17
4 940	495	34,4	18	10,02	462	32,1	17	635	0,73	9,35	483	20
4 630	498	34,6	17	10,76	444	30,8	14	615	0,72	9,59	498	22
Animal B												
4 290	423	29,4	12	9,86	438	30,4	18	665	0,66	10,21	579	24
3 500	385	26,7	14	11,00	436	30,3	15	653	0,67	12,46	619	26
3 290	341	23,7	11	10,36	456	31,7	14	640	0,71	14,10	643	20
4 250	396	27,5	11	9,32	450	31,3	14	660	0,68	10,59	594	22
5 480	489	34,0	11	8,92	459	31,9	14	700	0,66	8,38	482	15
4 880	468	32,5	11	9,59	480	33,3	15	686	0,69	9,84	492	21

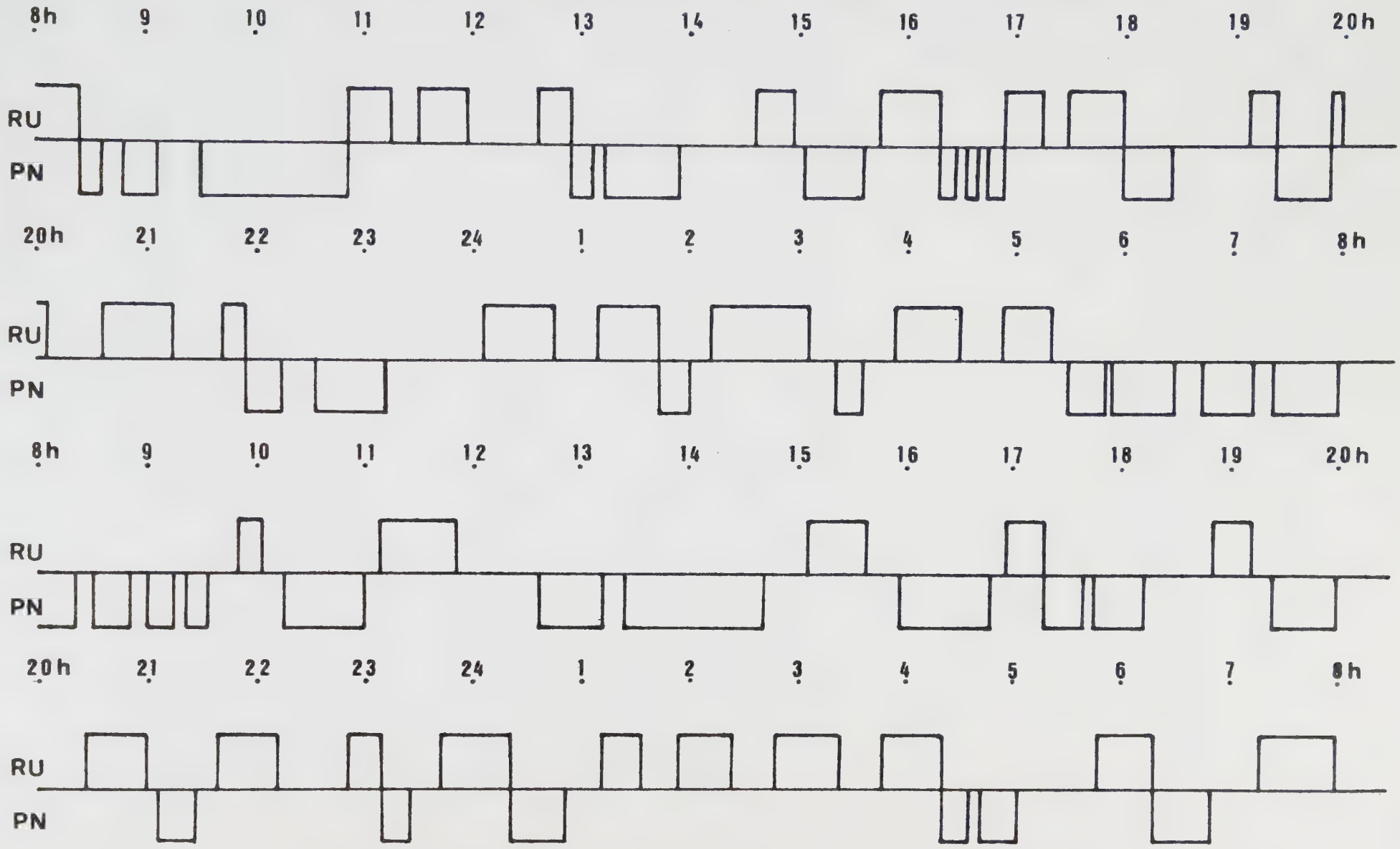
TABLEAU 20.- Influence de l'ingestion de foin sur le comportement alimentairedu veau

Quantité de M.S. (g) ingérée en 24 heures	Prise de nourriture				Rumination						Repos	
	Durée globale en minutes	Durée % du nycthémère	Nombre de repas	Rendement d'ingestion	Durée globale en minutes	Durée % du nycthémère	Nombre de périodes	Nombre de cycles mérycliques	Durée moyenne des cycles	Temps de rumination pour 100 g M.S. ingérée	Durée globale en minutes	Nombre de périodes
Animal A												
7 410	485	33,7	7	6,55	460	31,9	14	482	0,96	6,21	495	19
6 230	465	32,3	3	7,46	458	31,8	13	471	0,97	7,35	517	16
6 370	462	32,1	3	7,25	480	33,3	15	478	1,00	7,54	498	16
5 950	417	29,0	4	7,01	474	32,9	14	465	1,02	7,97	549	18
6 230	480	33,3	5	7,70	471	32,7	14	472	1,00	7,56	489	16
Animal B												
5 520	444	30,8	4	8,04	453	31,5	10	502	0,90	8,21	543	11
5 640	453	31,5	6	8,03	462	32,1	8	527	0,88	8,19	525	13
6 410	498	34,6	7	7,77	489	34,0	12	538	0,91	7,63	453	14
7 030	474	32,9	7	6,74	498	34,6	12	564	0,88	7,08	468	13

GRAPHIQUE 16 REPARTITION DES DIFFERENTES PHASES DE PRISE DE NOURRITURE (PN) ET DE RUMINATION (RU) AU COURS DE 2 NYCTHEMERES _ REGIME FOIN



GRAPHIQUE 17 REPARTITION DES DIFFERENTES PHASES DE PRISE DE NOURRITURE (PN) ET DE RUMINATION (RU) AU COURS DE NYCTHEMERES _ REGIME ENSILAGE



Remarquons cependant (tableau 22) qu'en moyenne les animaux ingérant le fourrage ensilé ont consommé nettement moins de matière sèche que ceux recevant du foin.

TABLEAU 22.- Niveau d'ingestion de matière sèche (kg/jour) pendant les périodes expérimentales.

Régime alimentaire / Veau	FOIN	ENSILAGE
Animal A	6,44 ± 0,70	4,63 ± 0,96
Animal B	6,15 ± 1,13	4,28 ± 0,88
Moyenne	6,31 ± 0,47	4,42 ± 0,52

Par contre, la répartition nycthémérale de cette prise de nourriture est très nettement différente entre les régimes foin et ensilage (graphiques 16-17). Les animaux ingérant du foin ne font que quelques repas importants (3 à 7) dans la journée alors que ceux consommant de l'ensilage fractionnent beaucoup plus leur ingestion (11 à 18 repas). Nous n'avons considéré comme périodes d'ingestion que celles d'une durée supérieure à 6 minutes. Les animaux recevant du foin ne prennent aucun repas entre 22 heures et 7 heures du matin (ou très rarement). L'ingestion nocturne est au contraire fréquente lorsque les veaux ingèrent de l'ensilage.

Le rendement à l'ingestion, c'est-à-dire le temps de prise de nourriture (en mm) correspondant à 100 g de matière sèche ingérée varie entre régimes en sens inverse de la quantité ingérée : il est significativement ($P = 0,05$) supérieur pour l'ensilage (9,98 ± 0,49 contre 7,39 ± 0,47) par rapport au foin.

b) Comportement mérycique :

La durée de rumination exprimée en pourcentage du nycthémère (tableaux 19-20) ne dépend pas de la quantité totale de matière sèche ingérée. Les coefficients de corrélation entre la durée de rumination (par rapport au nycthémère) et les quantités de matière sèche ensilage ou foin ingérées sont respectivement de + 0,62 et + 0,34. Ces valeurs n'étant pas significativement différentes de zéro au seuil 1 %, sont donc dues au seul hasard de l'échantillonnage et ne révèlent aucune liaison significative.

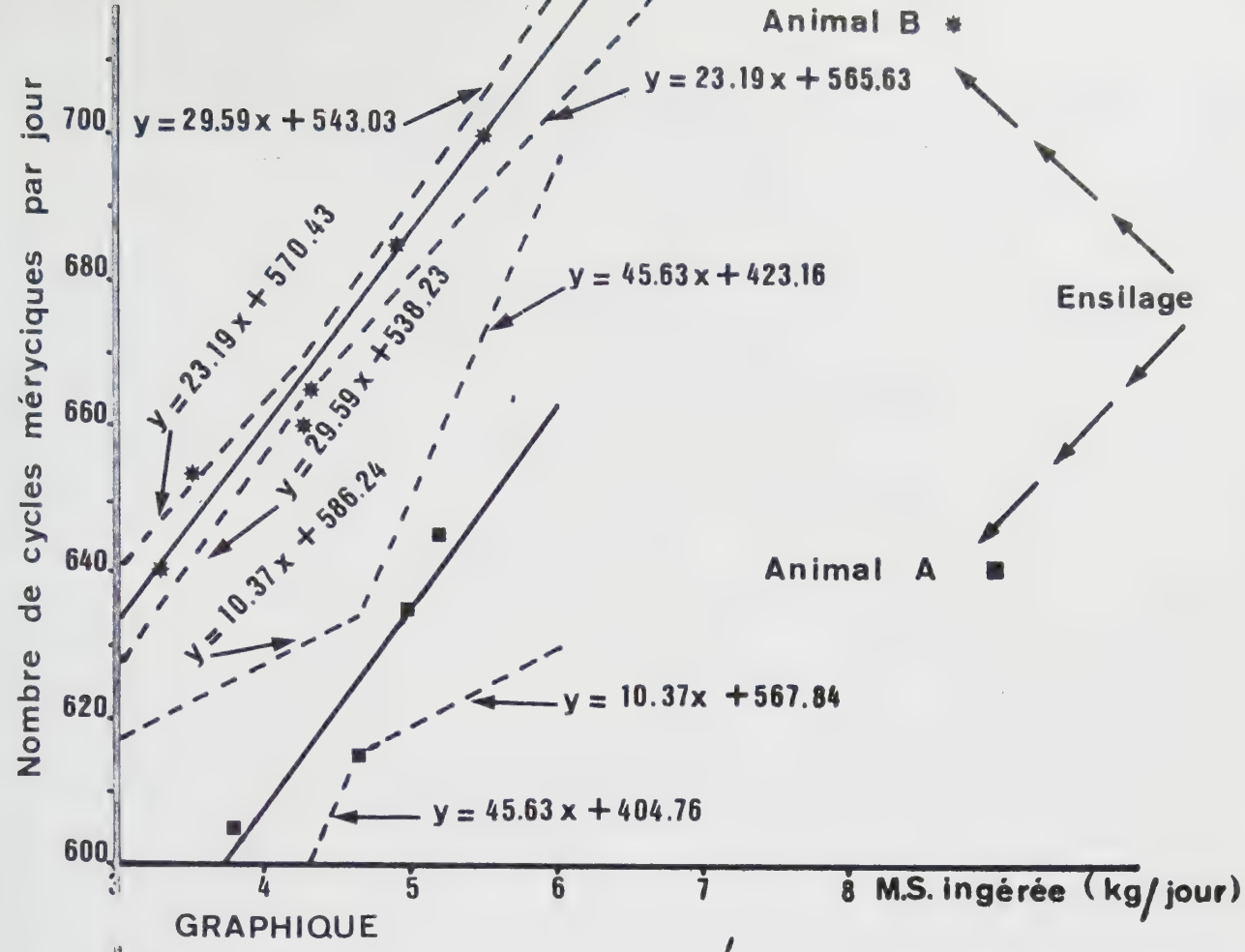
Cette durée de rumination par rapport au temps total n'est pas significativement différente (seuil 5 %) entre régimes (31,6%

± 0,7 % pour l'ensilage, 32,8 % ± 0,8 % pour le foin). Aucune différence entre animaux ne pouvant être mise en évidence, nous avons considéré les valeurs moyennes de l'ensemble.

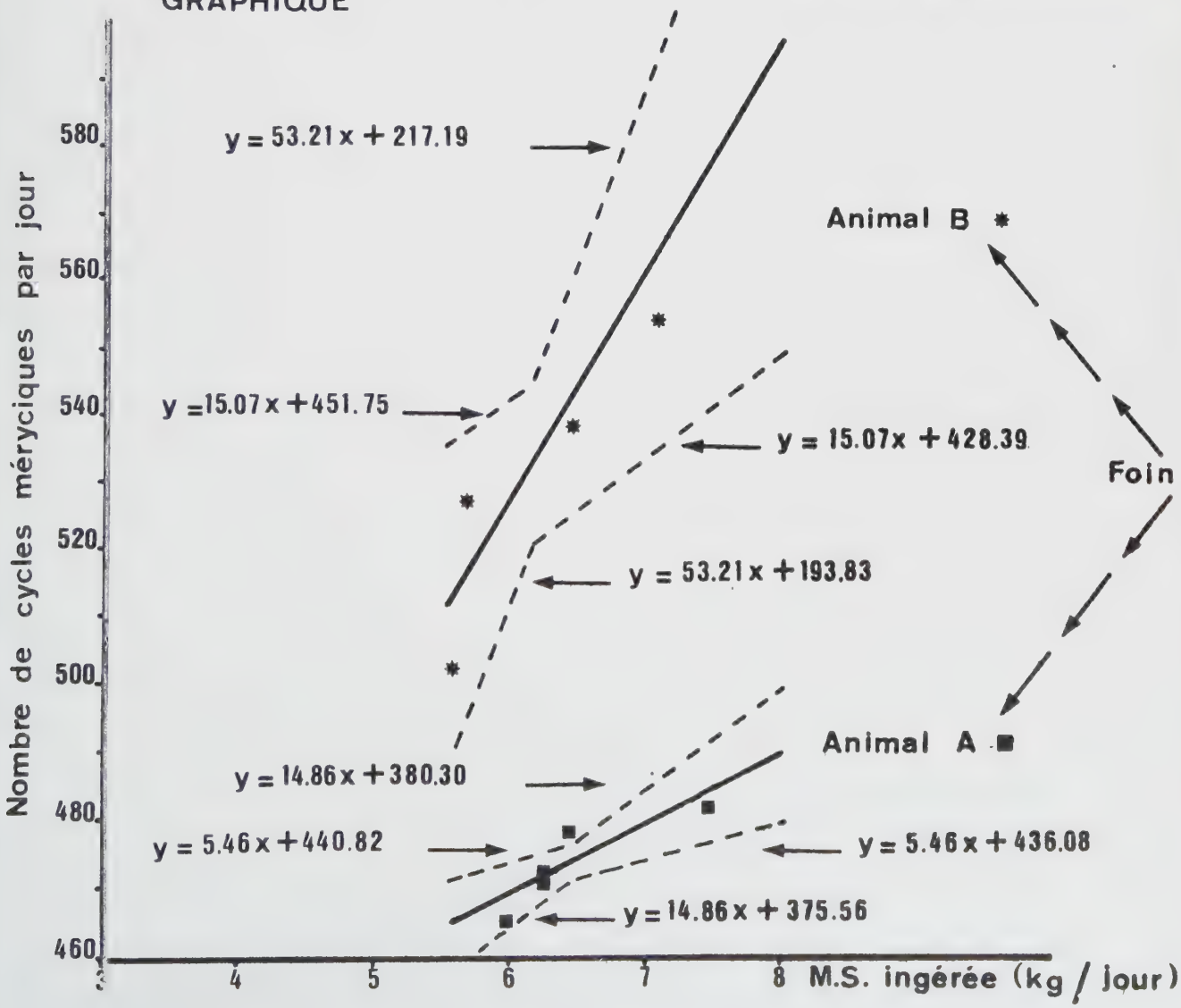
Pour réduire les écarts entre animaux et entre périodes différentes d'un même régime alimentaire, nous avons ramené la durée totale de rumination à la quantité ingérée (temps de rumination pour 100 g de matière sèche ingérée).

Nous avons, ainsi, accentué les différences entre aliments en obtenant une valeur pratiquement constante et donc caractéristique du régime alimentaire, ne dépendant pas du niveau d'ingestion pour un même fourrage mais variant en sens inverse de la quantité ingérée pour des rations différentes (foin-ensilage). Le temps de rumination exprimé en minutes par 100 g de matière sèche ingérée est nettement plus élevé avec l'ensilage (10,56 ± 1,27) qu'avec le foin (7,53 ± 0,48). Le nombre de périodes de rumination, par jour, ne varie pas (seuil 5 %)avec le régime alimentaire puisqu'il est de 12,4 ± 1,7 avec le foin pour 14,7 ± 1,2 avec l'ensilage. Par contre, la répartition de ces périodes de rumination est liée à la fréquence des repas. Lorsque cette fréquentation augmente, et c'est le cas de l'ensilage, la rumination suit le cycle des repas. Lorsque les animaux ne font que peu de repas par jour (foin) on observe une succession de périodes de rumination et d'arrêt et ce, surtout la nuit. Cependant, quel que soit le régime alimentaire, les animaux passent moins de temps à ruminer le jour (entre 8 heures et 20 heures) que la nuit (entre 20 h et 8 h), sans qu'il y ait de différence significative (seuil 5 %) entre régimes 33,9 % ± 5,4 % du temps total de rumination pour l'ensilage et 26,4 % ± 4,9 % pour le foin. Cela rejoint la conception classique selon laquelle les animaux ont une préférence marquée à ruminer pendant la nuit (GORDON 1958, RUCKEBUSCH 1963)

L'unité du comportement mérycique est le cycle de rumination qui commence par la remontée du bol alimentaire dans l'oesophage et qui se termine par sa déglutition après mastication et insalivation. La durée totale de rumination est le produit du nombre de cycles mérycliques et de la durée de chacun d'eux. Le nombre de cycles mérycliques effectués par jour est étroitement lié à la quantité de matière sèche ingérée exprimée en kg par jour $r = 0,92$ (Animal A) et $r = 0,98$ (Animal B) pour l'ensilage ; $r = 0,87$ (Animal A) et $r = 0,94$ (Animal B) pour le foin. Mais ce nombre dépend aussi de l'animal. Sur les graphiques (18a et 18b) nous avons reporté les droites de régression du nombre de cycles de rumination par rapport à la matière sèche ingérée, en fonction du régime et de l'animal. Pour chaque droite, nous avons figuré une surface de confiance (seuil 5 %) déduite des variaces d'échantillonnage des coefficients de l'équation de régression $y' = a + b (x - \bar{x})$. Nous avons retenu les estimations suivantes de ces variances =

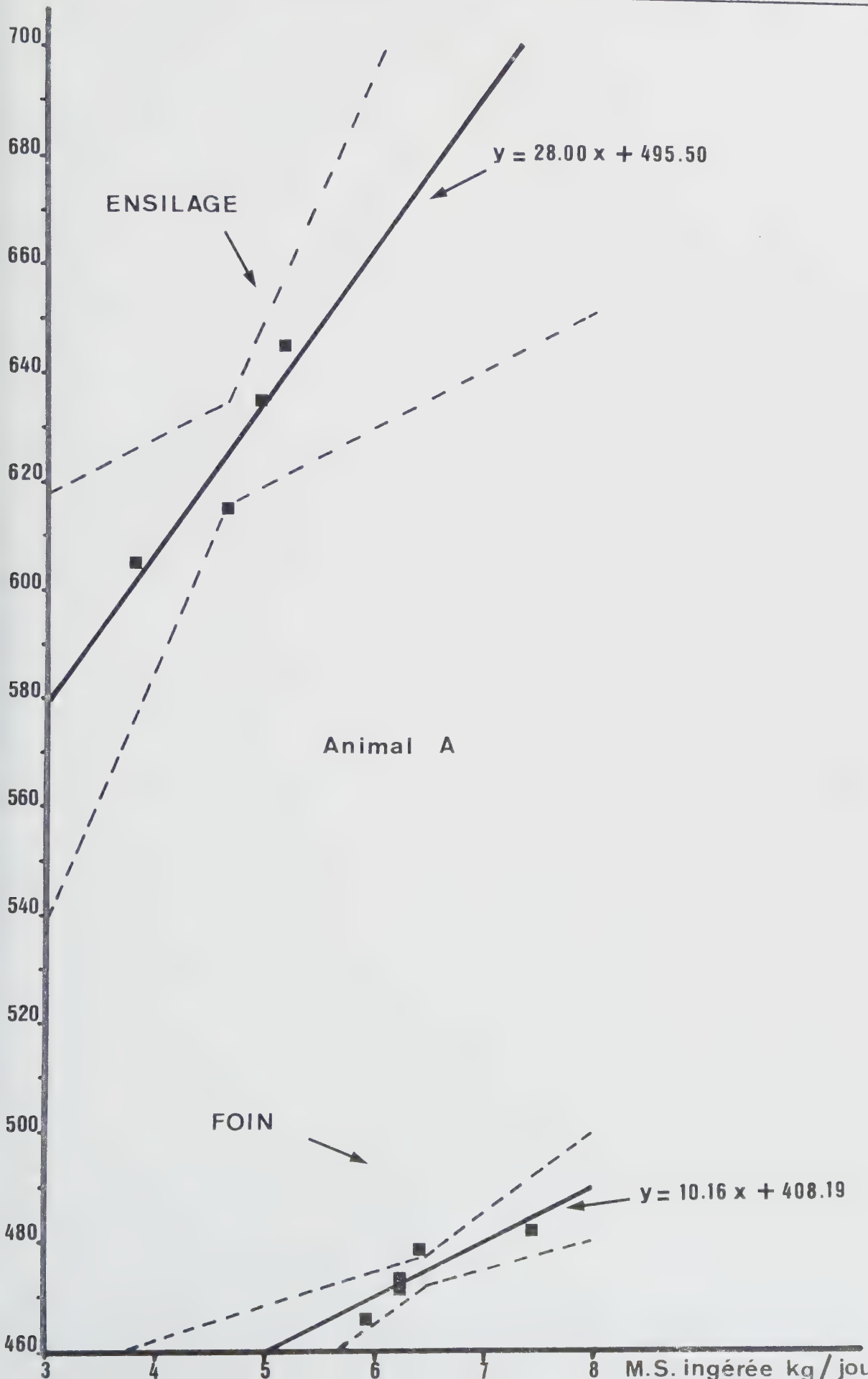


GRAPHIQUE

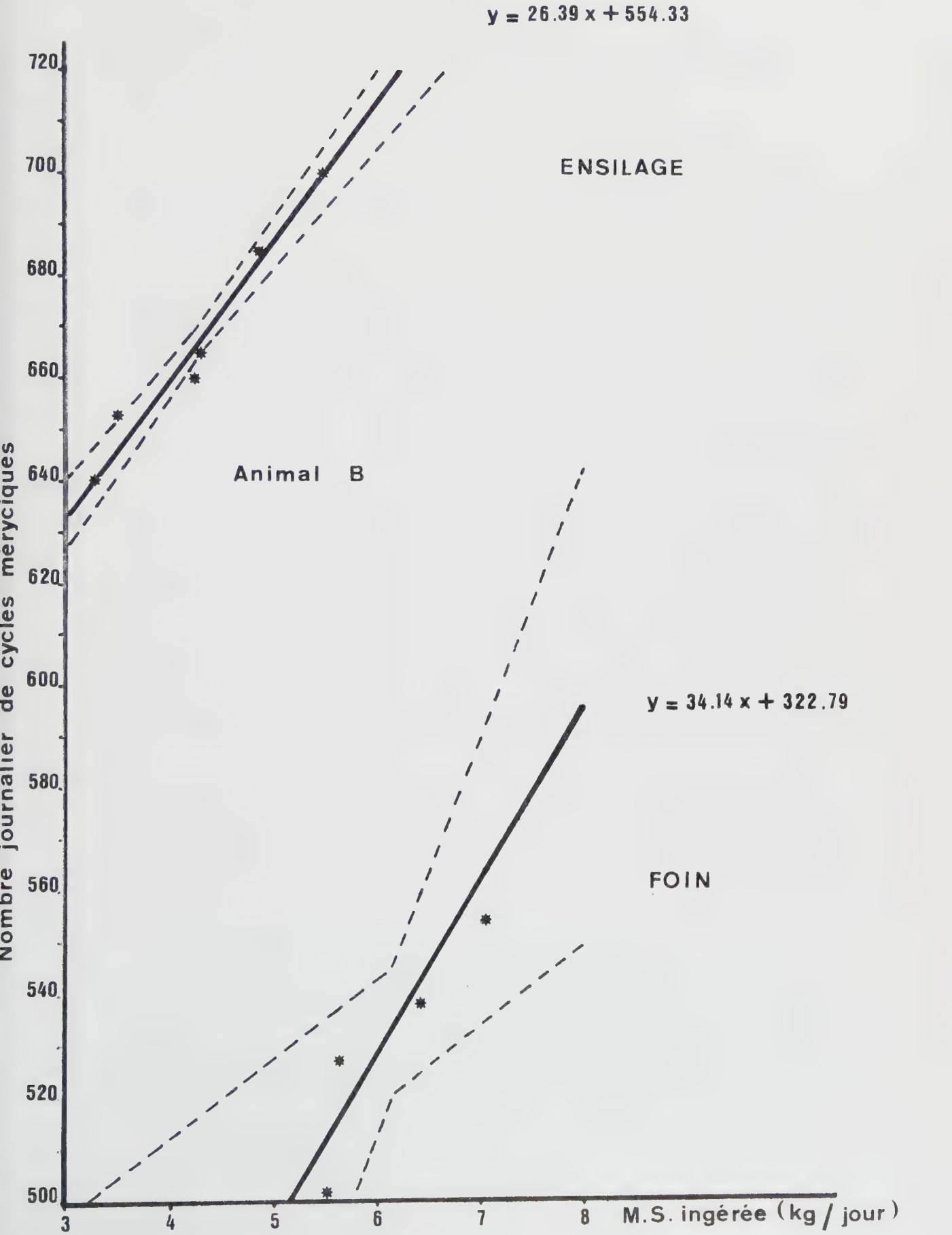


GRAPHIQUE 18 A - VARIATIONS DU NOMBRE DE CYCLES MERYCIQUES AVEC LE NIVEAU

GRAPHIQUE 19A VARIATIONS DU NOMBRE DE CYCLES MERYCIQUES AVE
LE NIVEAU D'INGESTION JOURNALIER (ANIMAL A)



GRAPHIQUE 19 B VARIATIONS DU NOMBRE DE CYCLES MERYCIQUES AVEC LE NIVEAU D'INGESTION JOURNALIER (ANIMAL B)



$$s^2_a = \frac{\Sigma_i (yi-y'i)^2}{N (N-2)} \quad \text{et} \quad s^2_b = \frac{\Sigma_i (yi - y'i)^2}{(N-2) \ \Sigma i(xi-\bar{x})^2}$$

y'i étant les valeurs ajustées correspondant aux valeurs y observées. Le calcul de $\Sigma_i (yi-y'i)^2$ peut s'effectuer en utilisant la relation :

$$\Sigma_i (yi - y'i)^2 = \Sigma y_i^2 - N\bar{y}^2 - b^2 \quad \Sigma_i (xi - \bar{x})^2.$$

Nous avons considéré a et b distribués selon la loi de STUDENT-FISHER (distribution de t avec N-2 degrés de liberté), N étant petit.

Nous constatons graphiquement qu'à niveau d'ingestion comparable et quel que soit le régime, le nombre de cycles méryciques est plus élevé chez l'animal B que chez l'animal A. Cette différence étant significative, nous avons comparé pour chaque animal les relations entre le nombre de cycles méryciques et la matière sèche ingérée, selon le régime foin ou ensilage (graphiques 19 A et 19B). Quelle que soit la matière sèche ingérée et quel que soit l'animal, le nombre de cycles méryciques est très significativement supérieur lorsque les veaux ingèrent le fourrage ensilé.

La durée moyenne de ces cycles (rapport de la durée totale de rumination au nombre de cycles correspondant) apparaît nettement comme une caractéristique du régime alimentaire, indépendante du niveau d'ingestion (tableaux 19-20) mais variable, tout comme le nombre de cycles méryciques selon les animaux. Quel que soit le régime, la durée moyenne des cycles de rumination de l'animal A est supérieure à celle de l'animal B (respectivement 0,73 mn $\pm$ 0,02 mn contre 0,68 mn $\pm$ 0,02 mn pour l'ensilage, 0,99 mn $\pm$ 0,03 mn contre 0,89 mn $\pm$ 0,02 mn pour le foin). Quel que soit l'animal cependant, la durée moyenne d'un cycle mérycique est très significativement plus élevée avec le régime foin, qu'avec le régime ensilage. (graphique 19C).

En conclusion, l'ingestion d'ensilage s'accompagne, par rapport à celle de foin, d'un accroissement du nombre de cycles de rumination d'une part et d'une diminution de la durée moyenne de ces cycles d'autre part, et ce malgré des niveaux d'ingestion de matière sèche inférieurs.

c) Temps de repos :

Exprimée en p. 100 du temps total, la durée de repos n'a pas varié pour les deux régimes alimentaires expérimentaux = 35,0 $\pm$ 1,8 pour le foin et 38,0 $\pm$ 3,1 pour l'ensilage (ne dépendant pas de l'animal, nous indiquons la valeur moyenne des deux veaux). Par contre, le nombre de périodes de repos (supérieures à 6 mn) est significativement (seuil 5 %) plus élevé avec l'ensilage (20,9 $\pm$ 2,3) qu'avec le foin 15,1 $\pm$ 2,0).

Enregistrement du mouvement des mâchoires au cours des cycles méryciques

1 - Régime : Ensilage

2 - Régime : Foin

Graphique 19 C :

1 - période de rumination d'un veau recevant un régime ensilage

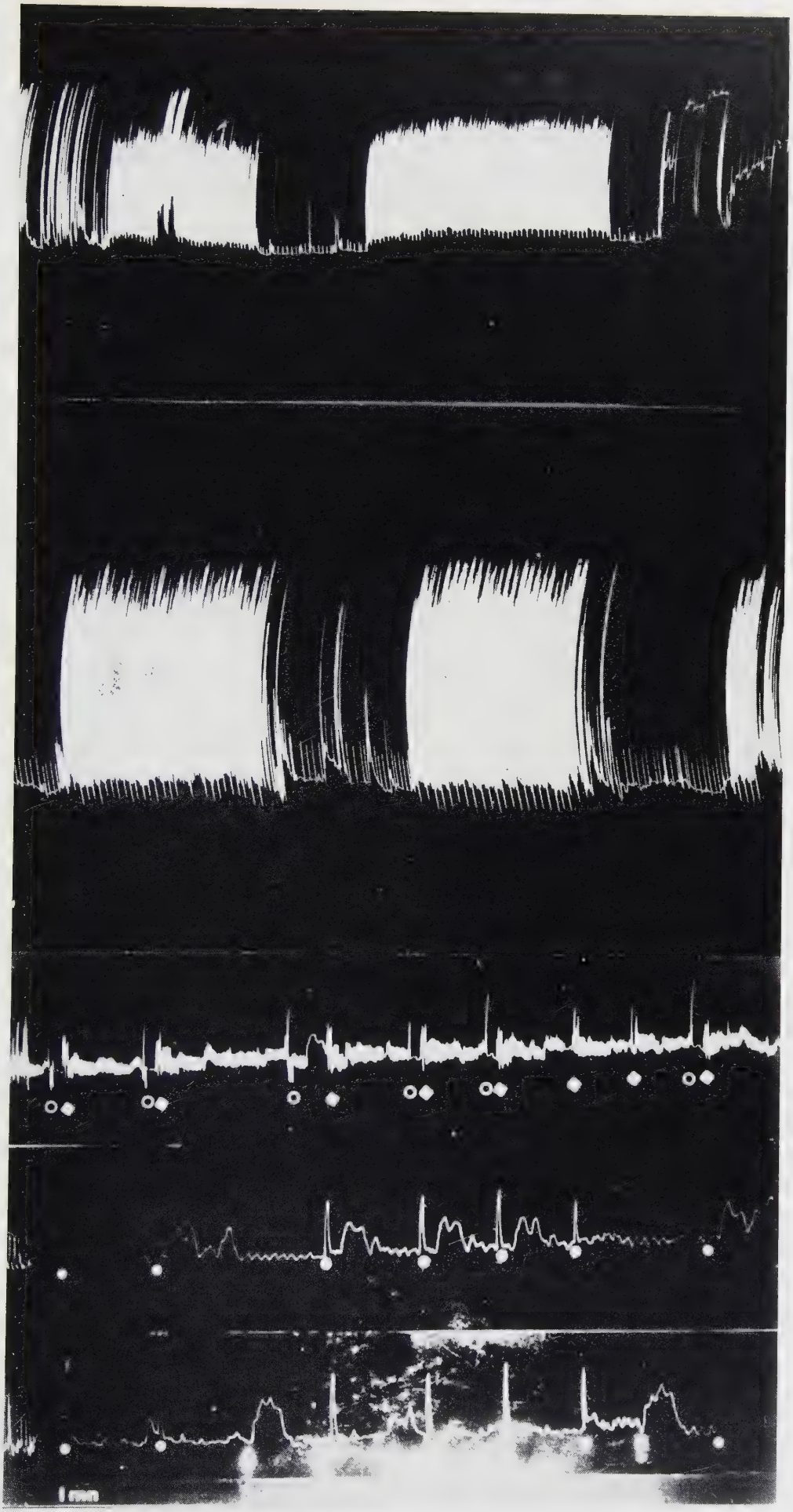
2 - période de rumination d'un veau recevant un régime foin

Noter la durée d'un cycle mérycique plus élevée avec le régime foin qu'avec le régime ensilage.

Base de temps : 5mn

Graphique 31 :

Enregistrement de haut en bas, des mouvements de mastication, de la pression endocavitaire dans le sac dorsal et ventral du rumen au cours de la rumination à vide. Déglutition de salive à la fin de la mastication mérycique (cercles creux). Début d'un nouveau cycle (carrés pleins). Les cercles pleins correspondent à l'augmentation passive de la pression endocavitaire au cours des efforts de réjection. En A et B, contraction soutenue du sac ventral du rumen. Noter l'irrégularité des cycles : absence de contractions du rumen dorsal (6e cycle) ou ventral (1er, 3e et 4e cycles), onde antipéristaltique isolée (6e cycle), arrêt de la mastication sans déglutition (2e cycle).


1 mm

Ces résultats confirment ceux de RUCKEBUSCH (1967) sur la relation niveau de vigilance - temps de rumination. A temps de repos équivalents, correspondent des temps de rumination comparables.

3) Discussion et conclusion.

Au cours de cette étude comportementale, nous avons confirmé quelques relations fondamentales déjà établies concernant la régulation du comportement alimentaire des ruminants :

- L'augmentation de la quantité ingérée s'accompagne d'une diminution du rendement à l'ingestion, le temps de nourriture restant à peu près constant (SKOURI, 1966).
- La durée totale de rumination est, comme la durée de prise de nourriture, peu influencée par la composition de la ration ou par la quantité de matière sèche ingérée (GORDON, 1965).
- En revanche, si le rapport durée rumination / quantité ingérée est constant pour un même régime alimentaire (foin ou ensilage) (DULPHY, 1971), il varie en sens inverse de la quantité ingérée lorsqu'on compare des régimes différents.
- Le nombre de périodes de rumination est peu influencé par la nature du régime alimentaire et la quantité ingérée (FREER et CAMPLING, 1965). Si le nombre journalier de cycles méryciques est étroitement lié à la quantité de matière sèche ingérée, la durée moyenne de ces cycles apparaît comme caractéristique du régime alimentaire (RUCKEBUSCH 1967).

Nous avons, par contre, mis en évidence, par rapport au foin, certains effets spécifiques de l'ensilage sur le comportement alimentaire des animaux dont les plus marquants concernent :

- la répartition nycthémérale de la prise de nourriture = les animaux ingérant de l'ensilage fractionnent leur ingestion en la répartissant sur toute la durée de la journée. Ceci peut rendre compte soit de différences dans l'efficacité énergétique et azotée de telles rations par rapport au foin, les microorganismes de la population ruminale ayant notamment une possibilité accrue d'incorporation de l'azote ammoniacal dans leur propre substance par suite de la répartition et de la simultanéité des apports énergétiques du régime, soit de modifications dans la nature et l'importance des fermentations microbiennes.

- La longueur des repas = l'ingestion d'ensilage s'accompagne d'une diminution de la durée des repas et d'une augmentation du rendement à l'ingestion. Les causes peuvent être diverses : pouvoir rassasiant plus élevé de l'ensilage, caractéristiques organoleptiques défavorables, action inhibitrice de substances contenues dans l'ensilage ou formées dans le rumen, vis à vis de l'appétit.

- Le comportement mérycique = l'ingestion d'ensilage s'accompagne d'un ensemble de réactions comportementales caractéristiques d'une stimulation de la motricité du complexe gastrique : augmentation de la durée de rumination rapportée à la matière sèche ingérée, accroissement du nombre de cycles mérycliques, diminution de la durée moyenne de ces cycles. Il y a là toutes les caractéristiques d'un hypermérycisme méthodique dont le déterminisme est à priori complexe. L'état physique du régime peut être invoqué, l'augmentation de la fréquence ou de la force des contractions du sac rumino-réticulaire accompagnant un état plus grossier des aliments (RUCKEBUSCH, 1963). Les rations à base d'ensilage sont en effet plus volumineuses que les rations à base de foin du fait des différences de teneur en matière sèche. La teneur en eau elle-même ne peut expliquer totalement cette augmentation de la motricité gastrique consécutive à l'ingestion d'ensilage, car, d'après les travaux de RUCKEBUSCH (1966), nous devrions obtenir une augmentation d'une part du temps total de rumination, et d'autre part du niveau d'ingestion. Il est vrai cependant que d'autres informations d'origine buccopharyngée ou sensorielle diverses peuvent avoir joué un rôle, notamment vis à vis des phénomènes d'appétence, avec un aliment aussi particulier que l'ensilage en en limitant le niveau d'ingestion, ce qui n'a pas permis la réponse mérycique attendue.

Quel qu'en soit le déterminisme, l'ensilage, de par sa nature ou de par sa structure, entraîne une hypermotricité gastrique qui peut rendre compte, en partie, d'un développement accru de la paroi ruminale. Nous pouvons supposer que logiquement cette action mécanique est responsable, seule ou en synergie avec d'autres stimuli, du développement de la partie musculaire de l'organe.

D - Développement et nature des réactions biochimiques dans le rumen.

Pour suivre l'établissement et le développement de la population microbienne, nous avions le choix entre l'étude bactériologique du contenu ruminal ou la mesure de ses effets : activité cellulolytique, apparition de produits terminaux caractéristiques de faciès fermentaires spécifiques. Nous avons choisi pour critère la mesure de l'activité de la micropopulation ruminale, nos connaissances sur la bactériologie du rumen étant à l'heure actuelle encore par trop imprécises et élémentaires.

Nous avons utilisé pour ces travaux 9 veaux mâles de race Normande, porteurs d'une canule du rumen (fistulisés à 3 semaines selon la technique décrite précédemment), âgés de 5 semaines au début de la phase de sevrage et sevrés à 7 semaines.

Ces animaux ont été répartis en 3 lots de 3 veaux, selon des critères de poids, d'âge et de niveau de consommation et ont reçu l'un des régimes suivants :
- lot F = Foin (ventilé) + concentré + eau
- lot E_N = Ensilage naturel (en silo sous vide) + concentré + eau
- lot E_P = Ensilage préfané (en silo sous vide) + concentré + eau

La composition chimique et les caractéristiques qualitatives des fourrages ensilés sont rapportés dans les tableaux 23 et 24.

TABLEAU 23.- Composition chimique des aliments concentrés et des fourrages (en % M.S.)

Constituant \ Nature aliment	Concentré 1er âge	Concentré 2e âge	Foin de luzerne	Ensilage luzerne sous vide	Ensilage préfané de luzerne
Matières minérales	7,2	6,9	8,0	9,8	9,2
Matières azotées	20,0	14,5	18,3	20,5	19,9
Matières cellulosiques	3,8	4,7	30,9	30,0	29,1
Matières grasses	1,9	2,0	/	/	/

Nous avons utilisé un aliment concentré de 1er âge (5 à 8 semaines) et un aliment complémentaire de 2e âge (après 8 semaines) dans les mêmes conditions qu'au chapitre I - A.
Les animaux ont reçu le fourrage en deux repas à 8 h. et 16 h. et le concentré 2 heures après le repas de fourrage du matin ; il leur était retiré à 18 h. Cette distribution nous a permis de disposer de liquide de rumen provenant essentiellement du fourrage et d'en mesurer ainsi diverses caractéristiques.

TABLEAU 24.- Caractéristiques qualitatives des ensilages

	Matière sèche g ‰ frais	Acide acétique g ‰ frais	Acide butyrique g ‰ frais	Acide lactique g ‰ frais	$N\text{-}NH_3$ % N total
Ensilage de luzerne sous vide	250,9	9,8	0,5	13,0	15,8 %
Ensilage préfané de luzerne	466,0	3,5	/	18,5	8,8 %

Pour suivre l'évolution de l'activité métabolique de la micropopulation ruminale pendant la phase de passage du stade de pseudomonogastrique à celui de polygastrique, nous avons travaillé sur une courte période (5 à 11 semaines) en multipliant les mesures in vivo et in vitro.

Par ailleurs, complétant cette étude et parallèlement aux études précédentes, nous avons mesuré les effets de l'ingestion d'ensilage ou de foin, par des veaux précocement sevrés, soit sur leurs performances, soit sur le développement anatomique du tractus digestif. Nous avons mesuré également sur ces animaux d'âge croissant (3, 5, 8 et 14 semaines) l'évolution et la nature de l'activité fermentaire du contenu du rumen en utilisant les contenus de rumen prélevés à l'abattage.

1) Mesures, méthodes d'étude et mise au point d'une technique de digestion in vivo :

Pour tous les animaux, la consommation est contrôlée journellement et individuellement, le gain de poids une fois par semaine.

Les critères retenus sont :

- La détermination dans les jus, produits par chacun des fourrages après le repas d'épreuve, de la concentration en acides gras volatils,

- La mesure, in vitro, sur les trois fourrages expérimentaux, du pouvoir cellulolytique et du potentiel de production d'acides gras volatils des inocula prélevés,

- La mesure, in vivo, du pouvoir fermentaire des contenus de rumen.

Les techniques utilisées sont :

- Une fois par semaine, sur 2 animaux de chaque lot, des prélèvements de jus en vue d'une incubation in vitro (TISSERAND et ZELTER 1965). L'activité de chacun des inocula est déterminée en double simultanément sur les trois fourrages expérimentaux. Les critères de cette activité sont le taux de dégradation des matières cellulosiques et les quantités d'acides gras volatils produits. Les matières cellulosiques sont dosées par la méthode de VAN SOEST (1963 a et b) au cetyltrimethyl-ammonium-bromure (C.T.A.B.) qui est très rapide.

- Des prélèvements tri-hebdomadaires (2 h après le début du repas de fourrage) sur les 3 animaux de chaque lot, par pompage à différents niveaux du rumen. Les jus pressés sur 6 épaisseurs de gaze et filtrés sont immédiatement congelés dans un mélange méthanol-carboglace, pour doser ultérieurement leur teneur en acides gras volatils (méthode de JAMES et MARTIN, modifiée ZELTER - LEROY 1958).

- Une fois par semaine, sur tous les animaux, une mesure de l'activité fermentaire de la population microbienne du rumen par la méthode de digestion en sachets de nylon proposée par VAN KEUREN et HEINEMANN (1966), méthode qui est dérivée de celle des poches de soie de QUIN et coll. (1938) et que nous avons adaptée à nos problèmes.

a) Méthode d'incubation in vitro dite de rumen "artificiel" :

Le dispositif adopté consiste en un tube à essai (37 mm de diamètre x 200 mm hauteur) d'une capacité de 150 ml, immergé dans un bain-marie thermostatique, à une température de 39ºC ± 0,5 ; un barbotage d'air comprimé distribué par une rampe centrale fixée au fond du bain-marie, assure une répartition uniforme de la température (schéma 2).

Le tube à essais est obturé par un bouchon étanche, porteur de deux tubulures permettant le passage, bulle à bulle, d'un courant de gaz carbonique qui assure le brassage du milieu et l'anaérobiose. Un microréfrigérant à reflux, monté sur la tubulure de sortie de gaz, supprime les pertes de substances volatiles (acides gras volatils, ammoniaque). L'alimentation individuelle de chaque "rumen artificiel" en CO_2 empêche tout entrainement des substances d'un milieu à l'autre par le courant gazeux.

Schéma 2 : Dispositif d'incubation in vitro

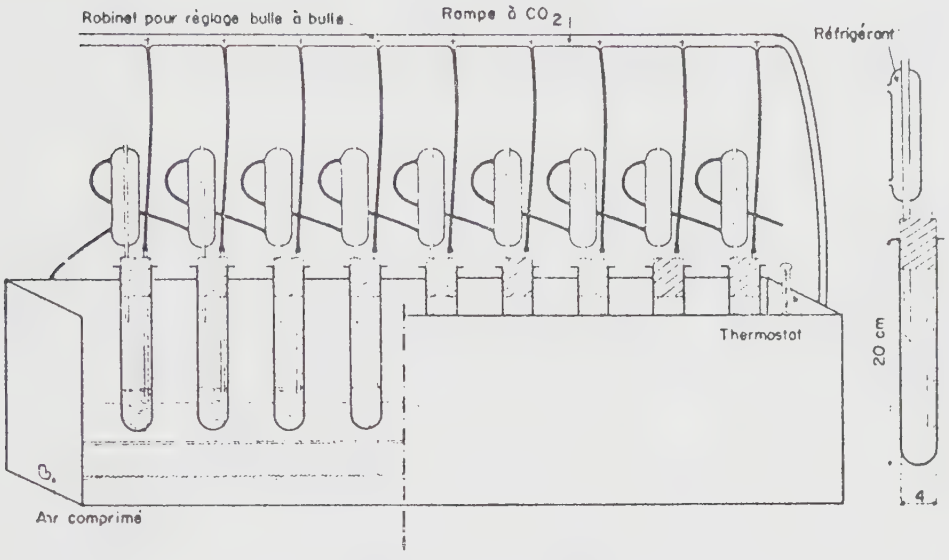


Schéma du rumen artificiel

Le substrat (1 gramme), un fourrage de même nature que celui ingéré par l'animal ou un fourrage standard, est introduit dans le tube à essai avec 20 ml de salive artificielle (formule de Mac DOUGALL, 1948) enrichie en oligo-éléments de à pH voisin de 8 :

en mg par litre : CO_3HNa : 9240 - PO_4HNA_2, 12 H_{20} : 7.125 - NaCl : 470 - KCl : 450 - $MgCl_2$ anhydre : 47 - $CaCl_2$ anhydre :55 - SO_4Fe, $7H_{20}$: 75-SO_4Mn, H_{20} : 4 - SO_4Cu, $5H_{20}$: 2 - $CoCl_2$: 2 - SO_4Zn, $7H_{20}$: 0,1.

20 ml d'inoculum sont ajoutés. Les mesures sont faites en triple pour chaque couple substrat - inoculum. L'inoculum est constitué par du jus de rumen filtré sur 6 couches de gaze après avoir été prélevé par pompage. Dans la limite de 2 heures, l'exposition du jus de rumen à l'air libre et à la température ambiante

n'affecte pas son pouvoir cellulolytique (DOETSCH et coll. 1952 ; TISSERAND et ZELTER, 1965).

La durée d'incubation est de 24 heures car nous avons toujours utilisé une légumineuse (la luzerne) comme substrat. Elle est portée à 48 heures dans le cas de graminées.

Après incubation, le contenu de chaque tube est centrifugé ; sur le culot, sont dosés les glucides membranaires (Cellulose Weende), sur le surnageant les acides gras volatils (méthode chromatographique de JAMES et MARTIN) et l'ammoniac (Méthode de CONWAY).

De très nombreux auteurs préconisent ces caractéristiques d'incubation (cf. revue de JOHNSON, 1966) : durée de l'incubation (CHENG et coll. 1955 ; BAUMGARDT et coll. 1959), concentration de matière sèche de substrat de 2,5 p. 100 (JOHN et DEHORITY, 1958), préparation de l'inoculum (DOETSCH et coll. 1952, SALSBURRY et coll. 1956, BARNETT et REID 1957), emploi d'un récipient en verre (BURROUGHS et coll. 1950, GRAY et coll. 1951, QUICKE et coll. 1959, TILLEY et TERRY 1963).

Les méthodes d'investigations in vitro ont été critiquées par les partisans des méthodes in vivo. DOESTCH et coll. (1955) en montrent les avantages et les inconvénients. Dans la technique in vitro que nous avons utilisée, la répartition des acides gras volatils calculée pour 100 g d'acides gras volatils totaux formés est proche de celle notée habituellement in situ chez un ruminant consommant un fourrage long, contrairement à ce qu'ont noté des auteurs utilisant des taux de substrat plus élevés (MARSTON 1948, FAUCONNEAU et coll. 1953, FRANCOIS et coll. 1955, ZELTER et coll. 1958) et c'est là un élément positif. Il existe néanmoins des différences quantitatives entre les méthodes in vivo et in vitro dues à l'accumulation des produits formés, acides gras volatils, ammoniac notamment (WARNER 1956), et à l'exclusion des bactéries qui adhèrent aux fragments de fourrage, lors de la préparation de l'inoculum (QUICKE et coll. 1959).

En fait, les deux modes d'expérimentation sont nécessaires et complémentaires, et nous les avons, de ce fait, utilisés tous deux.

b) Méthode de digestion en sachets de nylon :

Cette technique consiste à mesurer la dégradation d'échantillons de fourrage placés dans des sacs de nylon et suspendus dans le rumen grâce à une fistule. Les régimes expérimentaux étant constitués de luzerne, c'est ce fourrage que nous avons choisi comme substrat dans la mise au point de la méthode qui a permis de déterminer les paramètres les plus importants pour obtenir une précision de la mesure et une dégradation du substrat optimales. Nous avons utilisé pour ces essais, effectués en double avec cinq

répétitions, 2 boeufs, fistulés, recevant un foin de luzerne comme ration totale.

Quantité de substrat :

Trois doses de substrat ont été expérimentées : 3 g, 4 g, 5 g de foin de luzerne, finement broyé dans un broyeur muni d'une grille à maille de 0,8 mm de diamètre (tableau 25).

TABLEAU 25.- Influence de la quantité de substrat introduite dans le sachet de nylon sur sa dégradation (matière sèche et matières cellulosiques) en 48 heures.

Quantité de fourrage par sachet	% de matière sèche disparue	% de matières cellulosiques disparues (1)
3 g	83,5 ± 1,3	69,7 ± 1,8
4 g	81,7 ± 1,5	67,8 ± 3,4
5 g	82,3 ± 2,3	66,9 ± 3,9

(1) Les matières cellulosiques (hémicellulose + cellulose + lignine) sont dosées par la méthode de VAN SOEST au Lauryl Sulfate.

La charge n'a pas d'influence sur l'activité cellulolytique. Une quantité de 3 g est retenue par la plupart des expérimentateurs (FERRANDO et CATSAOUNIS (1965). Cette quantité conduit à un résidu suffisant pour un dosage ultérieur des matières cellulosiques.

Finesse de broyage du substrat :

Trois grilles ont été expérimentées : mailles de 0,5 mm, 0,8 mm, 1 mm, dans ces essais d'une durée de 48 heures. (Tableau 26).

TABLEAU 26.- Influence de la finesse de broyage du substrat (3 g) introduit dans le sachet de nylon sur sa dégradation (matière sèche et matières cellulosiques).

Broyage avec grille à maille de	% de matière sèche disparue	% de matières cellulosiques disparues
0,5 mm	75,7 ± 1,1	62,2 ± 2,1
0,8 mm	80,6 ± 1,1	67,3 ± 2,0
1 mm	73,1 ± 2,3	57,0 ± 3,6

La finesse de broyage permettant une attaque optimale du substrat est de 0,8 mm. Nous pouvons supposer qu'un broyage plus poussé (0,5 mm) colmate les pores du nylon, limitant ainsi la pénétration des microorganismes et qu'un broyage plus sommaire limite les surfaces d'attaque offertes aux microorganismes et donc la vitesse de digestion.

Durée de l'attaque microbienne dans le rumen :

Les durées expérimentées sont de 24, 48 et 72 heures. Les essais ont été réalisés avec 3 g de foin de luzerne standard broyé avec une grille à maille de 0,8 mm (tableau 27).

TABLEAU 27.- Influence de la durée de digestion en sachets de nylon sur la dégradation d'un foin de luzerne

Durée de l'essai	Matière sèche disparue		Matières cellulosiques disparues	
	%	Valeur relative par rapport à l'essai de 48 h	%	Valeur relative par rapport à l'essai de 48 h
24 heures	73,0 ± 2,1	89	51,1 ± 3,2	76
48 heures	82,1 ± 1,0	100	67,5 ± 1,1	100
72 heures	82,8 ± 0,7	101	70,5 ± 1,6	104

Entre 48 heures et 72 heures, la cellulolyse se poursuit très faiblement ; elle n'augmente plus que de 4 p. 100. La digestion des constituants membranaires digestibles est alors pratiquement achevée. Cette valeur est supérieure à celle généralement préconisée pour les études in vitro (BAUMGARDT et coll. (1959), MEISTRE et coll. (1958), TISSERAND et ZELTER (1965)

La mesure en sachets de nylon in vivo paraît donc plus physiologique que celle du rumen artificiel.

Nature du traitement subi par les sacs de nylon après leur séjour dans le rumen :

Les sacs, à la sortie du rumen, doivent être débarrassés des débris végétaux extérieurs et de ceux se trouvant dans les pores du tissu, du liquide d'inhibition, des microorganismes et des substances solubles qui se sont accumulés à l'intérieur des sacs. En fonction de l'intensité du lavage qui est effectué, on obtient, dans un même essai, des résidus très variables. La nature du traitement subi par les sacs de nylon après leur séjour dans le rumen doit donc être précisée et standardisée afin d'éliminer au maximum les différences pouvant provenir uniquement de manipulations différentes.

Quatre traitements ont été expérimentés. Les essais, d'une durée de 48 heures, ont porté sur 3 g de fourrage broyé avec une grille à maille de 0,8 mm. Dès leur sortie du rumen, les sacs sont abondamment lavés et subissent ensuite l'un des quatre traitements suivants :

- Traitement A : 3 trempages de 1 heure dans de l'eau bouillante, séparés par des lavages et rinçages soignés et individuels.

- Traitement B : 3 trempages de 1 heure dans de l'eau froide s'écoulant en continu, séparés par des lavages et rinçages soignés et individuels.

- Traitement C : 1 seul trempage de 24 heures dans de l'eau froide avec écoulement continu de l'eau et à la fin des 24 heures lavage et rinçage soignés et individuels

- Traitement D : Les sachets, une fois lavés, sont repris pour les soumettre à une digestion pepsique en les laissant tremper 48 heures dans une solution de pepsine à 40º par analogie avec ce qui se fait dans la méthode de digestion in vitro de TILLEY et coll. (1960). A la fin des 48 heures, lavage et rinçage soignés et individuels.

TABLEAU 28.- Effet du traitement subi par les sachets de nylon après leur séjour dans le rumen.

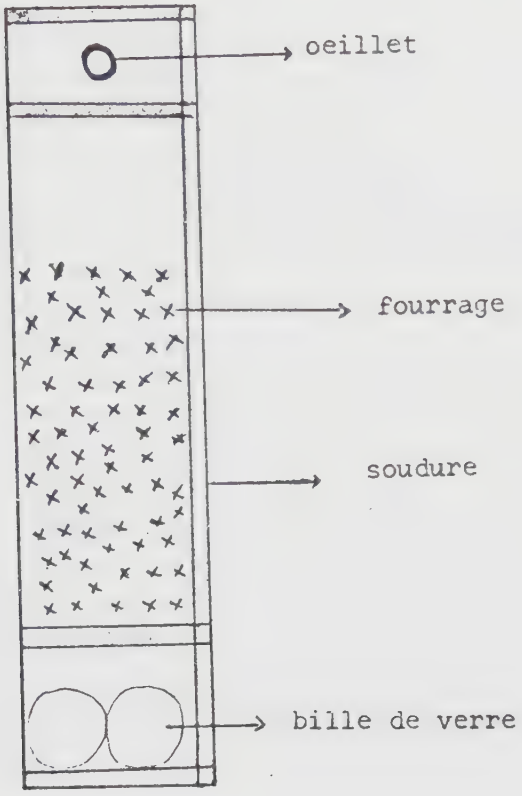
Traitements	Matières sèche dégradée en %	Matières cellulosiques dégradées en %
A	84,6 ± 0,9	69,3 ± 1,9
B	81,1 ± 3,0	61,8 ± 5,5
C	82,1 ± 2,2	65,4 ± 4,0
D	82,8 - 7,1	66,3 ± 8,8

Le traitement permettant le lavage le plus correct des sachets est le traitement A. La reproductibilité avec ce traitement est supérieure à celle observée avec les autres traitements (tableau 28).

Dans nos essais, nous ne mettons pas en évidence, vis à vis de tous les traitements, l'action positive sur le lavage des sachets d'une attaque pepsique préconisée par DEMARQUILLY et CHENOST (1969). Nous pouvons penser que le traitement A, que nous avons utilisé d'ailleurs dans tous les essais précédents, est plus, sinon du moins aussi, efficace que l'action de la pepsine pour assurer le lavage des sachets.

A partir de ces études, nous avons adopté la technique suivante pour mesurer par la méthode des sachets de nylon l'activité cellulolytique de la population microbienne du rumen de veaux : le sachet de nylon à mailles fines (< 50 µ), qui mesure environ 12 cm x 3 cm, est réalisé par des soudures à chaud. Dans un premier temps, on fabrique un sac au fond duquel sont introduits trois billes de verre (diamètre 0,8 cm) visant à lester le sac une fois qu'il sera placé dans le rumen. Ces billes sont isolées par une soudure (voir schéma). 3 g environ de matière sèche du fourrage broyé (broyeur à maille de 0,8 mm) sont pesés et introduits dans le sac. Celui-ci est alors fermé par deux soudures parallèles entre lesquelles on fixe un rivet permettant d'attacher les sacs entre eux et à un cordon de plastique, grâce auquel, après 48 heures de séjour dans le rumen, les sachets pourront en être retirés.

Schéma 3 : Sachet de nylon



La reproductibilité et la fidèlité des données de la cellulolyse sont satisfaisantes. Dans le tableau 29 sont comparés les résultats des essais réalisés à des dates différentes : l'écart-type des valeurs à l'intérieur de chaque essai et entre essais est inférieur au degré de précision du dosage des matières cellulosiques (± 5 p. 100). D'autre part, les valeurs obtenues à des dates différentes confirment la fidélité de la méthode.

TABLEAU 29.- Reproductibilité desrésultats obtenus par la méthode des sachets de nylon.

Date	Cellulolyse %	M.S. disparue %
Décembre 1968	69,7 ± 1,8	83,5 ± 1,3
Janvier 1969	67,5 ± 1,1	82,1 ± 1,0
Décembre 1968	69,3 ± 1,9	84,6 ± 0,9
Février 1969	67,3 ± 2,0	80,6 ± 1,1

Ces conclusions ne sont évidemment valables que si le même tissu de nylon est utilisé dans tous les essais car il est très difficile de retrouver un tissu ayant exactement les mêmes caractéristiques d'un achat à l'autre.

Une étude statistique des résultats d'un essai à 40 répétitions indique que le nombre statistique de sachets nécessaires pour avoir une précision d'estimation de 5 % est de 3 sachets.

C'est ce nombre que nous avons adopté par temps de séjour dans nos conditions expérimentales.

2) Evolution de l'activité métabolique de la population microbienne du rumen :

Nous avons mesuré l'évolution d'un certain nombre de paramètres de l'action microbienne de digestion des glucides et des matières azotées dans le rumen du veau en associant pour chacun d'eux les études in vitro et un vivo, dans le but de cerner de façon la plus précise possible l'évolution de la digestion des fourrages ou de la ration totale et surtout de mettre en évidence la spécificité de certains produits terminaux de la digestion de chacune des rations foin - ensilage direct - ensilage préfané.

a) L'activité fermentaire :

Mesures in vitro :

L'évolution de l'activité cellulolytique des inoculum mis en incubation sur des substrats correspondant aux fourrages expérimentaux ingérés par les animaux donneurs de jus est extrêmement rapide (graphique 20).

8 Jours après le début de la présentation des aliments solides (fourrages, concentrés) et de l'eau, le pouvoir fermentaire du jus de rumen atteint une valeur qui ne varie pratiquement pas par la suite.

Nous avons reporté dans le tableau 30 les résultats de l'étude de l'activité des différents inocula, obtenus à partir de 2 animaux/régime recevant comme fourrage, soit du foin, soit de l'ensilage naturel, soit de l'ensilage préfané, sur chacun de ces fourrages expérimentaux considéré en tant que substrat. Afin de préciser l'interprétation de ces résultats, nous en avons réalisé une étude statistique complète. Il s'agit, en effet, d'un plan factoriel à 3 facteurs contrôlés : un facteur A (effet substrat) à 3 variantes (substrats = foin, ensilage naturel, ensilage préfané) ; un facteur B (effet inoculum) à 3 variantes (jus d'animaux nourris soit au foin, soit à l'ensilage naturel, soit à l'ensilage préfané) ; un facteur C (effet semaine) à 6 variantes (B, C, D, E, F, G = nous n'avons pas retenu la semaine A puis-

GRAPHIQUE 26 — ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ CELLULOLYTIQUE MESUREE EN RUMEN ARTIFICIEL

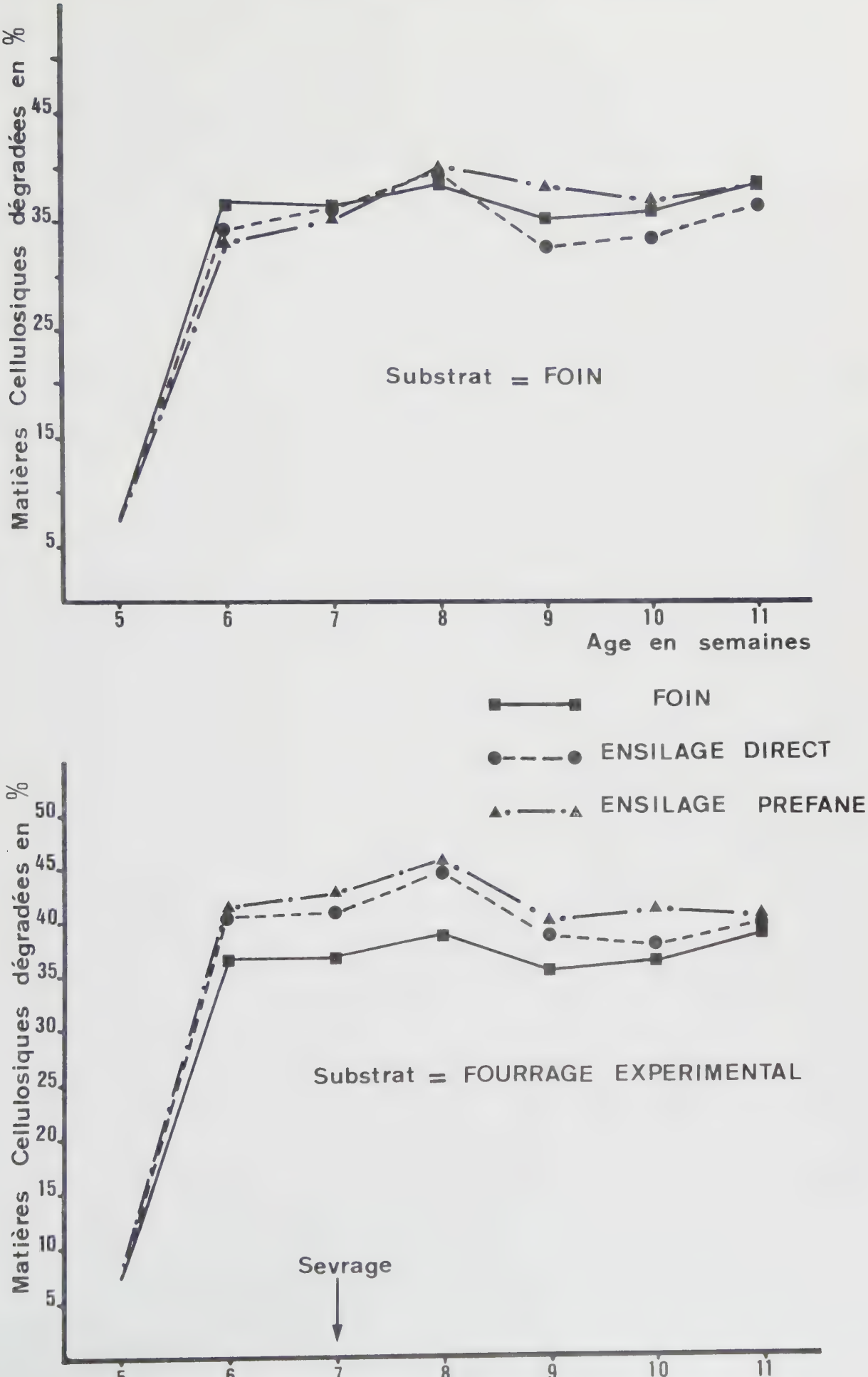


TABLEAU 30.- Activité cellulolytique exprimée en % des matières cellulosiques dégradées et mesurées in vitro

	Inoculum = Foin			Inoculum = Ensilage naturel			Inoculum = Ensilage préfané		
	Substrat =			Substrat =			Substrat		
	Foin	Naturel	Préfané	Naturel	Foin	Préfané	Préfané	Foin	Naturel
A(1) = 5 semaines									
B = 6 semaines	36,6	42,3	45,8	40,7	34,5	42,6	41,2	33,4	40,1
C = 7 semaines	36,6	41,1	41,5	40,8	36,3	38,1	42,5	35,4	39,1
D = 8 semaines	38,8	43,6	43,7	44,7	39,6	45,4	45,6	40,2	43,9
E = 9 semaines	35,4	37,4	43,2	38,7	32,6	40,9	40,0	38,4	37,2
F =10 semaines	36,2	42,6	43,8	37,4	33,8	38,6	41,2	37,0	39,7
G =11 semaines	38,9	40,4	42,0	39,5	36,7	37,5	40,2	38,8	40,3

(1) Nous utiliserons indifféremment par la suite cette notation lettre (A, B, C, D, E, F, G) correspondant aux semaines d'âge successives (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11) de l'étude

qu'elle ne correspondait pas à un facteur B quelconque, les aliments solides n'étant présentés qu'après le prélèvement d'inoculum pour cette incubation). Pour chaque combinaison $A_i B_j C_s$ ($i = 1, 2, 3$; $j = 1, 2, 3$ et $s = B, C, D, E, F, G$), nous avons considéré une valeur moyenne des observations dont nous disposions. Nous avons adopté ce plan factoriel avec interaction afin de répondre aux questions suivantes :

- Existent-ils des différences dans la dégradation des matières cellulosiques selon le substrat utilisé ?

- Existent-ils des différences dans la dégradation des matières cellulosiques selon l'inoculum utilisé ?

- Existent-ils des différences dans la dégradation des matières cellulosiques selon la semaine d'âge des animaux ?

- Y a-t-il additivité (absence d'interaction) entre les effets du substrat et de l'inoculum, du substrat et de la semaine, de l'inoculum et de la semaine ?

Les résultats de l'analyse de variance avec interaction ainsi définie sont présentés dans le tableau 31 (nous avons modifié l'origine en retranchant 30,0 à toutes les valeurs, de façon à avoir des calculs numériques plus simples).

TABLEAU 31.- Analyse de variance de la cellulolyse

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeurs de F
Effet principal A	qA = 268,20	2	134,10	88,34**
Effet principal B	qB = 27,56	2	13,78	8,66**
Effet principal C	qC = 118,80	5	23,76	14,94
Interaction A x B	qA x B =10,61	4	2,65	1,67
Interaction A x C	qA x C =44,44	10	4,44	2,79*
Interaction B x C	qB x C =36,69	10	3,67	2,31
Erreur	qE = 31,76	20	1,59	
TOTAL	q = 538,06	53		

* Différence significative au seuil 5 %
** Différence significative au seuil 1 %

En formant les valeurs des différents rapports F et en consultant la table de SNEDECOR pour les degrés de liberté correspondants, on constate qu'il y a un effet hautement significatif dû au substrat, à l'inoculum et à la semaine. Il n'y a, par contre, pas d'interactions significatives entre substrat et inoculum. Leurs effets s'ajoutent donc purement et simplement.

EFFET substrat : Les différents substrats se classent selon leur aptitude à être dégradés dans l'ordre suivant (tableau 32)

Ensilage préfané > Ensilage naturel > Foin

Les différences sont significatives au seuil 1 %.

TABLEAU 32.- Activité cellulolytique mesurée in vitro et exprimée en pourcentage des matières cellulosiques dégradées

Effet substrat = cellulolyse moyenne		Effet inoculum = cellulolyse moyenne		Effet semaine = cellulolyse moyenne	
Foin	36,6	Foin	40,6	B	39,7
Ensilage naturel	40,5	Ensilage naturel	38,8	C	39,0
				D	42,8
				E	38,2
Ensilage préfané	41,9	Ensilage préfané	39,7	F	38,9
				G	39,4
P.P.D.S.* = 0,9		P.P.D.S.* = 0,9		P.P.D.S.* = 1,2	
P.P.D.S.** = 1,2		P.P.D.S.** = 1,2		P.P.D.S.** = 1,7	

P.P.D.S.* = Plus petite différence significative au seuil 5 %
P.P.D.S.** = Plus petite différence significative au seuil 1 %

EFFET inoculum = L'inoculum foin est plus actif que l'inoculum ensilage naturel (seuil 1 %). L'inoculum ensilage préfané ne se différencie pas nettement des deux autres occupant une position intermédiaire à la limite de la signification au seuil 5 %.

EFFET semaine : la cellulolyse significativement (seuil 1 %) la plus importante a été observée la semaine D. Il n'y a pas de différences entre les semaines B, C, F, G. Pendant la semaine E, la cellulolyse a été significativement inférieure (5 %) à la semaine B.

Cette diversité de réponse lors des différentes semaines d'incubation ne peut être imputable à une modification progressive de la population microbienne puisque, par exemple la semaine où l'activité est la plus forte est suivie par celle où elle est la plus faible. Ces variations d'activité cellulolytique sont dûes à des facteurs que nous ignorons mais ne permettent pas de conclure à l'absence de modifications des faciès fermentaires. Il est probable, en effet, que l'activité cellulolytique est un critère trop global pour apprécier des modifications de la flore et de la faune ruminales au cours du sevrage et des premières semaines qui le suivent.

Si on mesure le pouvoir fermentaire sur un seul substrat (foin), on doit observer, à la lumière de l'analyse précédente, une dégradation différente selon les inocula utilisés et ce, surtout entre les inocula foin et ensilage direct. Les résultats obtenus rapportés dans le tableau 30 confirment ces données.

Mesures in vivo :

Les résultats précédents sont en accord avec ceux obtenus par une étude de la digestion en sac nylon de la matière sèche d'un substrat foin standard placé dans le rumen des veaux recevant comme fourrage soit du foin, soit de l'ensilage naturel, soit de l'ensilage préfané (tableau 33).

TABLEAU 33.- Digestion en sachets de nylon d'un substrat foin standard exprimée en % de matière sèche dégradée.

Animaux / Semaine	Lot Foin	Lot Ensilage naturel	Lot Ensilage préfané
A	12,3	12,3	12,3
B	40,5	38,2	38,7
C	36,3	31,2	34,3
D	35,5	34,3	35,4
E	40,0	37,5	40,3
F	48,8	42,0	45,7

b) La production d'acides gras volatils :

Mesures in vitro : Sur les surnageants des contenus d'incubation centrifugés, nous avons dosé les acides gras volatils présents et calculé les acides gras volatils formés par la dégradation d'un gramme de matière sèche substrat, compte-tenu des acides gras volatils introduits par le jus et le substrat.

- Acides gras volatils totaux : Nous avons considéré la somme acide acétique, acide propionique, acide butyrique et avons, pour l'analyse statistique, utilisé le modèle de plan factoriel à 3 facteurs contrôlés avec interaction (tableau 34).

TABLEAU 34.- Analyse de variance de la production d'acides gras volatils totaux.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	Valeurs de F
- Effet principal A (substrat)	Q A = 1,402	2	0,701	5,56*
- Effet principal B (inoculum)	Q B = 0,170	2	0,085	< 1
- Effet principal C (semaine)	Q C = 1,628	5	0,326	2,59
- Interaction A x B	Q A x B = 0,080	4	0,020	< 1
- Interaction A x C	Q A x C = 3,262	10	0,326	2,59*
- Interaction B x C	Q B x C = 0,974	10	0,077	< 1
- Erreur	Q E = 2,512	20	0,126	
Total	Q = 10,028			

Quel que soit l'inoculum, la digestion in vitro des substrats ensilage naturel conduit à une formation significativement moindre d'acides gras volatils que celle des substrats foin ou ensilage préfané entre lesquels il n'y a pas de différences (tableau 35)

TABLEAU 35 - Acides gras volatils totaux (mmoles) formés in vitro à partir de dégradation d'un gramme de matière sèche de substrat

Effet substrat : moyenne A.G.V. totaux formés		Effet inoculum : moyenne AGV totaux formés		Effet semaine : moyenne AGV totaux formés	
Foin	3,172	Foin	3,121	B	3,011
Ensilage naturel	2,846	Ensilage naturel	3,092	C	2,977
				D	3,352
Ensilage préfané	3,188	Ensilage préfané	2,992	E	3,163
				F	2,791
				G	3,116
P.P.D.S.*	0,246	Pas de différence		Pas de différence	
P.P.D.S.**	0,336	significative		significative	

Mais, outre, la production totale d'acides gras volatils, il importe de connaître la nature des acides gras volatils formés.

- Acide acétique : D'après l'analyse de variance du pourcentage molaire d'acide acétique formé par rapport aux acides gras volatils totaux (tableau 36), aucune des interactions n'est significative, seules le sont les différences entre substrat et entre semaines (tableau 37). Quel que soit l'inoculum, le pourcentage molaire d'acide acétique formé à partir d'un substrat ensilage naturel est plus faible que ceux obtenus à partir d'un substrat foin ou ensilage préfané entre lesquels il n'y a pas de différences.

TABLEAU 36.- Variance du pourcentage molaire d'acide acétique formé.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	Valeurs de F
- Effet principal A (substrat)	Q A = 344,07	2	172,04	7,88**
- Effet principal B (inoculum)	Q B = 64,24	2	32,12	1,47
- Effet principal C (semaine)	Q C = 778,22	5	155,64	7,13**
- Interaction A x B	Q A x B = 35,63	4	8,91	< 1
- Interaction A x C	Q A x C = 359,30	10	35,93	1,65
- Interaction B x C	Q B x C = 183,32	10	18,33	< 1
- Erreur	Q E = 436,43	20	21,82	
TOTAL	Q = 2201,41			

TABLEAU 37.- Pourcentage molaire d'acide acétique formé in vivo à partir de la dégradation d'un gramme de matière sèche de substrat.

Effet substrat : % molaire moyen d'acide acétique		Effet inoculum = % molaire moyen d'acide acétique		Effet semaine : % molaire moyen d'acide acétique	
Foin	61,5	Foin	57,7	B	52,3
				C	56,0
Ensilage naturel	55,4	Ensilage naturel	58,5	D	58,2
				E	61,4
Ensilage préfané	59,6	Ensilage préfané	60,3	F	63,3
				G	61,7
P.P.D.S.* = 3,3		Pas de différence		P.P.D.S.* = 4,6	
P.P.D.S.** = 4,4		significative		P.P.D.S.** = 6,3	

Il y a une modification du pourcentage d'acide acétique formé avec l'âge de l'animal : de façon générale, le pourcentage molaire augmente avec l'âge de l'animal ; il est significativement plus faible les trois premières semaines d'expérience (période de sevrage) que les trois dernières semaines (période post sevrage). Ceci traduit très nettement une modification des faciès fermentaires et ce quel que soit le régime que reçoit l'animal et quel que soit le substrat utilisé.

- Acide propionique :

L'analyse de variance (tableau 38) du pourcentage molaire d'acide propionique formé, par rapport aux acides gras volatils totaux, démontre qu'il y a des différences hautement significatives entre substrats. Quel que soit l'inoculum (absence d'interaction substrat-inoculum), le pourcentage molaire d'acide propionique formé est plus élevé avec le substrat ensilage naturel et foin qu'avec le substrat ensilage préfané. Au seuil 1 %, la différence foin et ensilage préfacé n'est plus significative. Ce phénomène est général mais est plus accentué certaines semaines du fait d'une faible interaction substrat-semaine. Quels que soient l'inoculum et le substrat, le pourcentage d'acide proprionique diminue avec l'âge de l'animal. Il est significativement

TABLEAU 38.- Variance du pourcentage molaire d'acide propionique formé.

Origine de la variance	Sommes des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeurs de F
- Effet principal A (substrat)	Q A = 95,87	2	47,94	6,83**
- Effet principal B (inoculum)	Q B = 46,60	2	23,30	3,32
- Effet principal C (semaine)	Q C = 1171,90	5	234,38	33,39**
- Interaction A x B	Q A x B = 10,54	4	2,64	< 1
- Interaction A x C	Q A x C = 210,04	10	21,00	2,99*
- Interaction B x C	Q B x C = 88,53	10	8,85	1,26
- Erreur	Q E = 140,43	20	7,02	
TOTAL	Q = 1763,91			

(seuil 1 %) plus faible les trois dernières semaines que les trois premières (tableau 39).

TABLEAU 39 - Pourcentage molaire d'acide propionique formé.

Effet substrat : % molaire moyen d'acide propionique		Effet inoculum : % molaire moyen d'acide propionique		Effet semaine : % molaire moyen d'acide propionique	
Foin	28,5	Foin	28,8	B	35,3
				C	30,9
Ensilage naturel	29,3	Ensilage naturel	27,9	D	30,5
				E	21,9
Ensilage préfané	26,1	Ensilage préfané	27,2	F	25,8
				G	23,4
P.P.D.S.* = 1,8 P.P.D.S.** = 2,5		Pas de différence significative		P.P.D.S.* = 2,6 P.P.D.S.** = 3,5	

Nous avons là une variation en sens inverse de celle de l'acide acétique qui traduit donc une modification des faciès fermentaires : le pourcentage d'acide acétique augmente alors que le pourcentage d'acide propionique diminue, quels que soient les substrats ou les inocula.

- Acide butyrique :

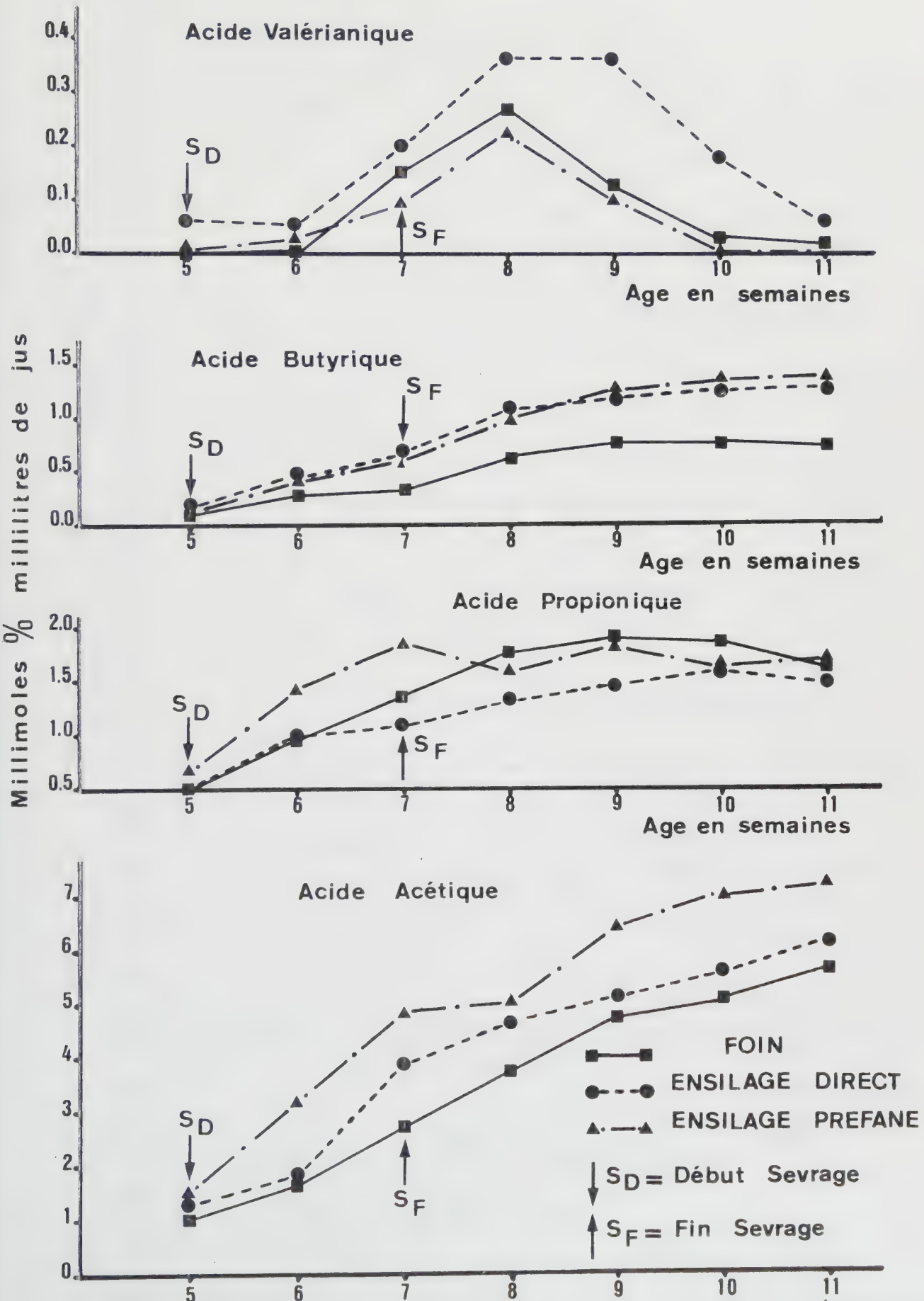
Comme pour la production des acides gras volatils totaux, seul parmi les effets principaux, l'effet substrat est significatif. Un substrat ensilage naturel conduit à une production en pourcentage d'acide butyrique significativement plus élevée qu'un substrat foin (seuil 1 %) ou un substrat ensilage préfané (seuil 5 %) (tableau 40).

TABLEAU 40 - Variance du pourcentage molaire d'acide butyrique formé

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeurs de F
- Effet principal A (substrat)	Q A = 320,52	2	160,26	14,76**
- Effet principal B (inoculum)	Q B = 1,54	2	0,77	< 1
- Effet principal C (semaine)	Q C = 132,19	5	26,44	2,43
- Interaction A x B	Q A x B = 2,34	4	0,59	< 1
- Interaction A x C	Q A x C = 121,56	10	12,16	1,12
- Interaction B x C	Q B x C = 41,28	10	4,13	< 1
- Erreur	Q E = 217,19	20	10,86	
TOTAL	Q = 836,62			

Le pourcentage d'acide butyrique n'évolue pas avec l'âge (tableau 41)

GRAPHIQUE 21 EVOLUTION DE LA CONCENTRATION EN ACIDES GRAS VOLATILS DU LIQUIDE RUMINAL



GRAPHIQUE 22 EVOLUTION DE LA CONCENTRATION EN ACIDES GRAS VOLATILS TOTAUX DU LIQUIDE RUMINAL ET REPARTITION MOLAIRE

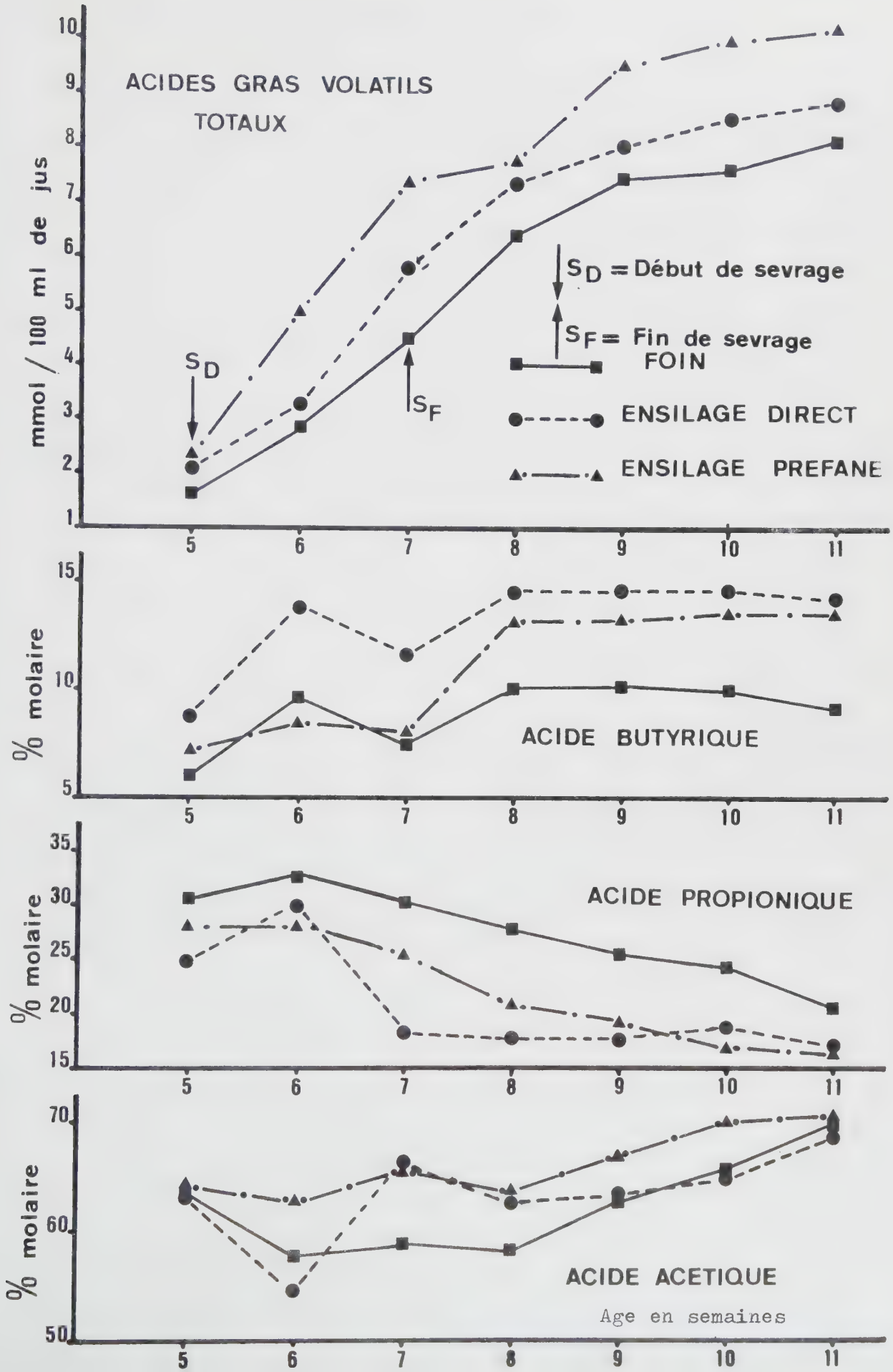


TABLEAU 41.- Pourcentage molaire d'acide butyrique formé.

Effet substrat : % molaire moyen d'acide butyrique		Effet inoculum : % molaire moyen d'acide butyrique		Effet semaine : % molaire moyen d'acide butyrique	
Foin	10,3	Foin	13,3	B	12,3
				C	12,5
Ensilage naturel	16,3	Ensilage naturel	13,0	D	11,8
				E	15,5
Ensilage préfané	13,2	Ensilage préfané	13,4	F	12,1
				G	15,4
P.P.D.S.* = 2,3 P.P.D.S.** = 3,1		Pas de différence significative		Pas de différence significative	

Mesures in vivo :

Evolution de la concentration en acides gras volatils du liquide ruminal :

Les résultats , moyennes des trois prélèvements hebdomadaires réalisés sur les trois animaux de chaque lot, sont rapportés dans les graphiques 21 et 22. Quel que soit le régime, la concentration du jus de rumen en acides gras volatils totaux, en acide acétique, en acide propionique et en acide butyrique, augmente très rapidement dès le début du sevrage, parallèlement à l'élévation rapide du niveau d'ingestion de matière sèche totale (tableau 42). Or, ces niveaux d'ingestion sont différents entre les trois lots qui se classent dans l'ordre : ensilage préfané > ensilage naturel > foin.

TABLEAU 42 - Evolution des niveaux d'ingestion d'aliments solides après le sevrage

Semaines d'âge	Lot Foin			Lot Ensilage naturel			Lot Ensilage préfané		
	g M.S. ingérée/jour			g M.S.ingérée/jour			g M.S.ingérée/jour		
	Fourrage	Concentré	Total	Fourrage	Concentré	Total	Fourrage	Concentré	Total
5	11	64	75	4	77	81	48	70	118
6	43	176	219	102	271	373	257	183	440
7	196	634	830	465	535	1000	647	543	1190
8	423	849	1272	748	729	1477	1024	695	1719
9	702	826	1528	770	919	1689	1323	814	2137
10	923	904	1827	1193	965	2158	1611	801	2415
11	1164	948	2112	1408	965	2373	1565	855	2420

L'examen de l'évolution de la concentration en acides gras volatils totaux révèle le même classement entre lots. On ne peut donc, à priori, faire l'hypothèse que ces différences entre régimes auraient subsisté si le niveau d'ingestion de matière sèche avait pu être maintenu constant. Afin d'analyser statistiquement les résultats de la teneur en acides gras volatils du liquide ruminal, nous avons dû adopter un modèle mathématique permettant d'inclure cette hypothèse : si le facteur niveau d'ingestion dont on mesure accessoirement les valeurs avait pu être maintenu constant, les différences entre régimes (ou entre semaines d'âge) auraient-t-elles été significatives ? C'est le principe de la méthode d'analyse de la covariance que nous avons effectuée en considérant les différentes semaines d'expériences comme autant de blocs indépendants. Nous avons également appliqué cette méthode à l'analyse des pourcentages molaires d'acide acétique, acide propionique et acide butyrique par rapport à la somme acétique + propionique + butyrique (graphique 22). Nous avons exclu l'acide valérianique de cette somme, comme nous l'avions fait pour les études in vitro, afin de pouvoir faire un parallèle entre les résultats in vivo et in vitro. Cette analyse statistique nous permet (tableaux 43 et 44) de tirer les conclusions suivantes :

TABLEAU 43.- Résultats de l'analyse de variance de la concentration en acides gras volatils du jus de rumen, du niveau d'ingestion ainsi que de leur covariance

Régime	Concentration moyenne (mmoles/100cc jus) pendant l'expérience en :			
	Acides gras volatils totaux	Acide acétique	Acide propionique	Acide butyrique
Foin	5,449	3,498	1,432	0,519
Naturel	6,122	4,050	1,202	0,870
Préfané	7,444	5,024	1,534	0,886
Analyse covariance valeurs de F (dl= 2,11)	F=7,19=différence significative seuil 5 % Préfané > Naturel > Foin	F=4,78=différence significative seuil 5 % Préfané > Naturel> Foin	F=7,45=différence significative seuil 1 % Préfané > Foin > Naturel	F=7,28=différence significative seuil 1 % Préfané = Naturel> Foin
P.P.D.S. x	0,410	0,402	/	/
P.P.D.S. xx	/	/	0,090	0,062

TABLEAU 44.- Résultats de l'analyse de variance du pourcentage molaire des acides gras volatils présents dans le rumen 2 heures après le repas du matin, du niveau d'ingestion, ainsi que de leur covariance

Pourcentage molaire moyen exprimé en % de la somme Acétique + propionique + butyrique d'											
Acide Acétique				Acide Propionique				Acide butyrique			
Effet regime		Effet bloc : semaine		Effet régime		Effet bloc : semaine		Effet régime		Effet bloc : semaine	
Foin	63,2	A	64,3	Foin	27,8	A	28,2	Foin	9,0	A	7,5
		B	58,7			B	30,6			B	10,7
Naturel	65,2	C	65,3	Naturel	21,2	C	25,4	Naturel	13,6	C	9,3
		D	64,1			D	22,9			D	13,1
Préfané	66,7	E	65,9	Préfané	22,3	E	21,1	Préfané	11,0	E	13,0
		F	67,2			F	20,0			F	12,8
		G	69,7			G	17,9			G	12,3
Analyse covariance	$F_{2,11}$=9,20 Effet significatif seuil 1 % = Préfané > foin Naturel = intermédiaire	$F_{6,11}$=6,42=Effet significatif au seuil 1 %		Analyse covariance	$F_{2,11}$=8,46= Effet significatif seuil 1 % = Foin > Naturel=préfané	$F_{6,11}$= Effet significatif au seuil 1%		Analyse covariance	$F_{2,11}$=27,8 Effet significatif seuil 1% Naturel > Préfané > Foin	$F_{6,11}$= 3,53 Effet significatif au seuil 5 %	
PPDS*	2,6%	3,9 %		PPDS*	2,6 %	3,3 %		PPDS*	0,4 %	1,9 %	
PPDS**	3,5 %	5,5 %		PPDS**	3,5 %	4,6 %		PPDS*	0,6 %	2,7 %	

- la concentration en acides gras volatils, en acide acétique et en acide butyrique, 2 heures après le repas de fourrage du matin, est plus élevée avec les régimes ensilage, les concentrations maximales en acides gras volatils totaux et en acide acétique, étant enregistrées avec l'ensilage préfané et la concentration en acide butyrique n'étant pas différente entre les deux types d'ensilage.

- la teneur en acide propionique du liquide ruminal des animaux recevant l'ensilage naturel comme fourrage grossier est inférieure à celle mesurée sur les animaux des lots foin et ensilage préfané. C'est pour de dernier groupe de veaux que la teneur du jus de rumen en acide propionique est maximale.

- la répartition molaire des acides gras volatils est très différente selon les lots : les jus de rumen des animaux ingérant les ensilages contiennent un pourcentage d'acide butyrique plus élevé (ensilage naturel > ensilage préfané > foin) alors que ceux recevant du foin ont un pourcentage d'acide propionique supérieur (foin > naturel = préfané). Le pourcentage molaire d'acide acétique est significativement plus élevé pour le liquide ruminal des veaux ingérant l'ensilage préfané par rapport à ceux nourris au foin (préfané > foin), le lot ensilage naturel n'étant significativement différent ni du lot foin, ni du lot ensilage préfané).

c) La production d'ammoniaque :

Cette étude a été réalisée in vitro à partir des contenus de rumen des animaux abattus à 3, 5, 8 et 14 semaines.

Les quantités d'ammoniaque formées par digestion in vitro à partir des substrats foin ou des substrats ensilage sont très différentes (tableau 45). Quel que soit l'âge d'abattage, l'intensité de l'ammoniogénèse à partir des différents fourrages se classe dans l'ordre décroissant :

Ensilage naturel > Ensilage préfané > Foin.

Les différences entre régimes sont faibles à la 14e semaine.

TABLEAU 45.- Quantité d'ammoniaque produite in vitro à partir d'un g de substrat sec (fourrages expérimentaux) en mg d'azote ammoniacal.

Age en semaines \ Inoculum et substrat	Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
	P.M.*	G.M.*	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5 semaines	0,91	1,17	6,86	6,08	/	5,86
8 semaines	4,96	4,85	8,10	7,82	5,99	6,05
14 semaines	6,48	6,21	8,67	9,77	6,74	6,97

* P.M. = Petit Mangeur
* G.M. = Gros Mangeur

Alors que la production d'ammoniac est élevée dès 5 semaines avec les substrats et les inocula ensilage, elle ne cesse de croître pour le foin. Ceci est confirmé lorsque les incubations sont réalisées avec un substrat foin standard (tableau 46). Par contre, dans ce cas, et lorsque la micropopulation ruminale semble adaptée et stabilisée, en ce qui concerne la formation d'ammoniaque tout au moins, c'est-à-dire à 14 semaines, nous n'observons pas de différences nettes dans l'ammoniogénèse à partir des différents inocula.

TABLEAU 46.- Quantité d'ammoniaque produite in vitro à partir d'un gramme de substrat sec (foin standard) en mg d'azote ammoniacal.

Age en semaines \ Inoculum	Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5 semaines	2,07	1,66	7,94	4,30	-	4,04
8 semaines	0,20	2,97	5,92	7,94	5,26	7,16
14 semaines	7,91	7,05	5,08	4,40	8,18	4,51

Si nous comparons la production d'ammoniaque à partir des mêmes inocula provenant d'animaux nourris au foin, les uns réagissant sur le foin expérimental, les autres sur le foin standard, nous constatons que l'ammoniogénèse est réduite lors du deuxième abattage (8 semaines) sur le substrat foin standard, traduisant une adaptation étroite de la flore au fourrage réellement ingéré par l'animal. Ce n'est vraisemblablement que lorsqu'un spectre microbien suffisamment large s'est développé dans le rumen que des variations de substrats de même nature n'entrainent plus de différences dans l'intensité de l'ammoniogénèse.

3) Discussion et conclusions :

Cette étude biochimique des fermentations ruminales pose un certain nombre de problèmes d'ordre méthodologique et permet de dégager une spécificité très marquée des régimes ensilages.

a) Comparaison des méthodes d'étude in vitro et in vivo :

Si la concordance des résultats de la mesure de l'activité cellulolytique par digestion in vitro ou par digestion in vivo en sachets de nylon est correcte, il n'en est pas de même pour l'aspect production d'acides gras volatils (production in vitro et concentration in vivo) et orientation des fermentations dans le rumen (% molaire). Le tableau 47 récapitulatif suivant est très démonstratif à cet égard.

TABLEAU 47.- Comparaison des résultats obtenus in vitro et in vivo

		Acides gras volatils totaux	% molaire		
			Acide Acétique	Acide propionique	Acide butyrique
in vitro	seuil 5 %	Foin = ensilage préfané > ensilage naturel	Foin = Ensilage préfané > ensilage naturel	Ensilage naturel = foin > ensilage préfané	Ensilage naturel = ensilage préfané > foin
	seuil 1 %	Ensilage préfané = ensilage naturel = foin	foin > ensilage naturel Ensilage préfané intermédiaire	Ensilage narel > ensilage préfané foin intermédiaire	Ensilage naturel > foin Ensilage préfané intermédiaire
in vivo	seuil 1 %	Ensilage préfané > Ensilage naturel > foin	Ensilage préfané > foin naturel intermédiaire	Foin > ensilage naturel= ensilage préfané	Ensilage naturel > ensilage préfané > foin
	seuil 1 %	Ensilage préfané = ensilage naturel= foin	Ensilage préfané > foin naturel intermédiaire	Foin > ensilage naturel= ensilage préfané	Ensilage naturel > Ensilage préfané > foin

TABLEAU 48.- Evolution des quantités d'acides gras volatils disponibles calculés d'après les résultats de digestion in vitro

Acides gras volatils disponibles (mmole/g substrat)				% molaire Acide Acétique				% molaire Acide propionique				% molaire Acide butyrique			
Effet substrat = moyenne des AGV totaux disponibles		Effet semaine		Effet substrat= moyenne des AGV totaux disponibles		Effet semaine		Effet substrat= moyenne des AGV totaux disponibles		Effet semaine		Effet substrat= moyenne des AGV totaux disponibles		Effet semaine	
Foin	3,172	B	3,304	Foin	61,5	B	56,4	Foin	28,5	B	32,1	Foin	10,3	B	11,3
Ensilage naturel	3,542	C	3,161	Ensilage naturel	63,3	C	59,3	Ensilage naturel	24,4	C	29,0	Ensilage naturel	13,2	C	11,5
		D	3,666			D	60,9			D	28,7			D	10,7
Ensilage préfané	3,281	E	3,443	Ensilage préfané	61,1	E	65,2	Ensilage préfané	25,2	E	20,1	Ensilage préfané	12,8	E	13,9
		F	3,013			F	65,9			F	24,3			F	10,9
		G	3,401			G	64,1			G	21,9			G	14,1
Valeurs de F	$F_{2,2\bar{0}}^{4,96}$ Effet significatif seuil 5 %	$F_{5,2\bar{0}}^{3,40}$ pas d'effet significatif		Valeurs de F	$F_{2,2\bar{0}}$ 1,66 pas d'effet significatif	F = 8,30 5,20 Effet significatif seuil 1 %		Valeurs de F	$F_{2,2\bar{0}}$ 15,98 Effet significatif seuil 1 %	$F_{5,2\bar{0}}$ 36,54 Effet significatif seuil 1 %		Valeurs de F	$F_{2\ 2\bar{0}}$ 4,77 Effet significatif seuil 5 % limite 1%	$F_{5,2\bar{0}}^{2,38}$ pas d'effet significatif	
PPDS*	0,262	/		PPDS*	/	3,8		PPDS*	1,6	2,3		PPDS*	2,1	/	
PPDS**	0,358	/		PPDS**	/	5,2		PPDS**	2,2	3,1		PPDS**	2,9	/	
Interprétation statistique	Ensilage naturel > foin Ensilage préfané intermédiaire			Int. statistique	Ensilage naturel = ensilage préfané= foin	E,F, G > B,C,D		Int. statistique	E.préfané= E. naturel < foin	E,F,G> B,C,D		Int. statisque	E.préfané = E. naturel < foin		

Devant cette contradiction entre les données in vivo et in vitro, il apparaît que l'expression des résultats que nous avons utilisée pour apprécier in vitro la production d'acides gras volatils n'est pas satisfaisante bien que ce soit celle habituellement retenue (MARSTON 1948, GRAY et al. 1951, BARNETT et REID 1957, TISSERAND 1965). Mais à la différence des auteurs précédents, nous comparions un régime foin (c'est-à-dire un substrat foin) à des régimes ensilages (c'est-à-dire des substrats ensilage).

Or, les substrats ensilage utilisés dans les incubations in vitro sont séchés (lyophilisation), ce qui se traduit par une perte de substances volatiles dont les acides gras volatils. L'ensilage introduisant dans le rumen une dose appréciable d'acides gras volatils exogènes, ceci accroît substantiellement la quantité de ces métabolites entrant en contact avec l'épithélium ruminal et susceptibles d'être absorbés, notamment l'acide butyrique dont nous avons déjà signalé le rôle prépondérant que certains (FLATT et coll. 1955, 1959) lui attribuent dans le déterminisme du développement du rumen.

De ce fait, nous avons pensé améliorer la validité des résultats in vitro en considérant non plus les acides gras volatils formés pendant l'incubation, mais les acides gras volatils disponibles réellement dans le rumen en ajoutant à la quantité d'acide gras volatil formé in vitro à partir d'un gramme de substrat sec, l'apport exogène représenté par l'ingestion d'une quantité équivalente de fourrage frais.

Les résultats de l'analyse statistique correspondant à ce mode de calcul sont rapportés dans le tableau 48. Les conclusions auxquelles elle conduit amènent plusieurs remarques :

- Ces résultats sont mieux correlés (tableaux 47 et 49) avec ceux des études in vivo, en ce qui concerne la quantité totale d'acides gras volatils. Cette méthode de calcul est donc plus satisfaisante lorsqu'on étudie des fourrages ensilés.

TABLEAU 49.- Comparaison des différents régimes portant sur les quantités d'acides gras volatils disponibles.

	Acides gras volatils totaux	% molaire		
		Acide acétique	Acide propionique	Acide butyrique
seuil 5 %	Ensilage naturel > foin Ensilage préfané intermédiaire	Ensilage naturel = Ensilage préfané = foin	Foin > Ensilage naturel = ensilage préfané	Ensilage naturel= Ensilage préfane > foin
seuil 1 %	Ensilage préfané = Ensilage naturel = foin	Ensilage naturel = ensilage préfané = foin	Foin > ensilage naturel = ensilage préfané	Ensilage naturel= ensilage préfané = foin

- On note toujours des différences importantes pour les pourcentages molaires, surtout en ce qui concerne l'acide acétique, pour lequel il n'y a pas de différences entre régimes in vitro. Pour expliquer cette divergence entre les observations in vitro et in vivo, nous pouvons nous référer aux études déjà anciennes de GRAY et PILGRIM (1950). Elles ont démontré de façon très précise que si la digestion in vivo conduisait à la formation d'acides gras volatils en proportions strictement identiques à celles mesurées in vitro, des différences notables étaient cependant observées entre la composition du mélange d'acides gras volatils formés in vitro et celle du mélange d'acides gras volatils présents dans le jus de rumen car tous les acides gras volatils ne sont pas absorbés à travers l'épithélium ruminal à la même vitesse.

Nous constatons (tableaux 39 et 44) en effet que, quel que soit le régime, le pourcentage d'acide propionique est plus élevé in vitro qu'in vivo alors que c'est l'inverse pour celui d'acide acétique. Ceci s'explique par une absorption plus rapide de l'acide propionique par rapport à l'acide acétique et est en accord avec de nombreux auteurs (BARCROFT et coll. 1943, DANIELLI et coll. 1945) qui ont mis en évidence cet ordre de vitesse d'absorption pour des conditions de pH acide, ce qui est notre cas puisque les prélèvements ont lieu 2 heures après le repas. Remarquons la variation du rapport Acétique / propionique plus importante avec les régimes ensilage (et ce surtout avec l'ensilage préfané) qu'avec le régime foin, ce qui suppose une capacité d'absorption accrue pour les animaux ingérant de l'ensilage (tableau 50).

TABLEAU 50.- Comparaison du rapport Acétique / Propionique in vitro et in vivo. Ses variations selon le régime.

Rapport / Lot	Acétique/propionique in vivo	Acétique/propionique in vitro	Variation
Foin	2,27	2,16	0,11
Ensilage naturel	3,08	2,60	0,48
Ensilage préfané	3,00	2,42	0,58

Cette comparaison des méthodes de mesure de l'activité fermentaire in vivo et in vitro nous incite à préconiser pour l'étude des ensilages un mode d'expression des résultats en meilleure corrélation avec les phénomènes digestifs in vivo.

Elle met en évidence que les contradictions entre les deux méthodes ne sont qu'apparentes. Nous avons démontré leur complémentarité en l'utilisant pour apporter un argument supplémentaire au développement plus important de la fonction d'absorption chez les animaux nourris à l'ensilage et surtout à l'ensilage préfané.

b) Evolution avec l'âge du pouvoir fermentaire :

L'évolution de l'activité cellulolytique de la micropopulation ruminale est extrêmement rapide puisque trois semaines après le début de la présentation des aliments solides (graphique 20) le pourcentage de matières cellulosiques dégradées mesurées in vivo ou in vitro atteint son maximum. Ces résultats sont en accord avec ceux de POE et coll. (1969 a et b) sur agneaux, de Mc CARTHY et coll. (1956), de CONRAD et coll. (1958), de HIBBS et coll. (1953, 1956, 1958), de POUNDEN et coll. (1948 a et b) sur veaux.

Ceci implique le développement d'une flore et d'une faune ruminale très actives, lequel a été fort bien analysé par BRYANT et coll. (1958, 1960). D'après ces auteurs, les bactéries cellulolytiques notamment s'établissent très précocement (1 à 3 semaines d'alimentation solide) en nombre comparable à celui mesuré sur animaux adultes. Il existe cependant quelques différences (bactéries fermentant le lactate, bactéries aérobies et coliformes par exemple) qui persistent pendant 9 à 13 semaines. Si l'activité cellulolytique apparaît être un critère trop global

pour en rendre compte, la production d'acides gras volatils l'est davantage puisque leur concentration dans le jus de rumen augmente également très rapidement mais à une vitesse moindre que l'activité cellulolytique, le maximum se situant à la lumière des deux essais dont nous disposons (in vivo ou in vitro) entre 6 et 11 semaines d'alimentation solide. Différents auteurs avec des régimes différents ont observé des valeurs comparables : Mc CARTHY et coll. 1956 (6 à 7 semaines), CONRAD et coll. 1958 (6 semaines), ADDANKI et coll. 1966 (8-10 semaines).

Il est vrai que la concentration et lacomposition des acides gras volatils présents dans le jus de rumen n'est qu'une approche de la production réelle puisqu'au fur et à mesure de leur formation ils sont soit absorbés et métabolisés par la paroi du rumen, soit remaniés à l'intérieur même du rumen, soit utilisés par les microorganismes, soit dilués par la salive et les mouvements de liquide à travers l'épithélium, soit entraînés par le flux des digesta. Des relations linéaires ont été établies par de nombreux auteurs entre acides gras volatils produits réellement et concentration en acides gras volatils présents (WESTON et coll. 1968, BERGMAN et coll. 1966, WELLER et coll. 1969) mais elles sont entachées d'erreurs et leur usage est limité.

Un troisième critère de l'évolution avec l'âge du pouvoir fermentaire du jus de rumen est la composition en acides gras volatils du jus de rumen. La répartition molaire des différents acides gras volatils formés in vitro ou présents in vivo dans le jus de rumen évolue significativement avec l'âge. Dans nos conditions expérimentales et ce, quel que soit le régime, le pourcentage molaire d'acide butyrique est constant, celui d'acide acétique augmente et celui d'acide propionique diminue ; ces deux derniers se stabilisant à partir de la 9e semaine d'alimentation solide. Ces variations dans les proportions des différents acides gras volatils sont certainement le reflet des modifications de faciès fermentaire précédemment évoquées, mais il est très difficile de préciser cette notion en l'absence d'études microbiologiques précises. Ce point n'a, à notre connaissance, été signalé par aucun auteur bien que la plupart opère dans des conditions très voisines des nôtres : prélèvement 2 à 3 heures après le repas du matin, ce qui, d'après de nombreux travaux (BALCH et coll. 1957, GRAY et coll. 1960, SCHAW 1961, COTTYN et BOUCQUE 1968), ne peut avoir d'incidence significative sur l'échantillonnage. Remarquons cependant que nous n'avons alloué qu'un repas de fourrage, mais il est peu vraisemblable que ceci ait modifié les résultats car alors nous n'observerions pas les mêmes variations in vivo et in vitro. Dans nos conditions expérimentales, il est intéressant de noter que ce phénomène semble assez général puisqu'il se manifeste avec la même intensité pour des régimes (in vivo) ou des inoculum (in vitro) très différents = foin ou ensilage.

c) Spécificité des régimes de sevrage à base d'ensilage comme seul fourrage grossier :

Mise au point méthodologique :

Les études de digestion in vitro pour lesquelles, grâce au nombre important de résultats dont nous disposions, nous avons pu effectuer une analyse statistique précise, ont montré que l'activité cellulolytique mesurée en rumen artificiel était la résultante de deux éléments le substrat et l'inoculum dont les effets ne se correspondent pas selon leur nature, ce qui rend évidemment très complexe l'interprétation des résultats et explique en partie les différences entre nos résultats et ceux d'autres auteurs.

D'une part, quel que soit l'inoculum, les substrats ensilage (ensilage préfané > ensilage naturel) sont plus aptes à être dégradés que le substrat foin et d'autre part quel que soit le substrat, l'inoculum foin est plus actif que l'inoculum ensilage naturel (l'inoculum préfané ayant une activité intermédiaire non significativement différente au seuil 5 % des deux autres). Que les substrats ensilage soient plus aptes à être dégradés que le substrat foin se conçoit aisément : l'ensilage a subi, au cours de sa conservation, une "prédigestion" fermentaire attaquant une fraction de ses membranes (hémicelluloses notamment) et facilitant l'attaque ultérieure par la micropopulation ruminale. Par ailleurs, en ce qui concerne l'ensilage préfané, ceci n'est peut-être pas sans rapport avec la présence dans ce type de fourrage d'une fraction importante d'oses immédiatement utilisables par les microorganismes du rumen (BOUSSET, 1967). Nous ne pouvons pas, par contre, expliquer pourquoi l'inoculum foin est plus actif que l'inoculum ensilage, d'autant que ceci va à l'encontre des données classiquement admises (BARNETT 1957, REID 1959, TISSERAND 1968). Plusieurs remarques permettent cependant de mettre en évidence certaines raisons de différences entre nos résultats et ceux des chercheurs précédents :

- Si l'on juge l'activité d'un inoculum par le pourcentage de dégradation des matières cellulosiques d'un substrat correspondant au fourrage réellement ingéré par l'animal, c'est-à-dire le cas où les effets substrat et inoculum s'additionnent (puisqu'il n'y a pas d'interaction), on retrouve (tableau 30 et graphique 20) les résultats de la littérature, à savoir inoculum ensilage plus actif qu'inoculum foin. En fait, nous l'avons démontré, ce sont les substrats ensilage qui sont plus dégradables et leur effet l'emporte simplement sur l'effet en sens inverse (foin > ensilage) de l'inoculum. C'est évidemment le cadre d'étude in vitro le plus intéressant puisqu'il permet de prévoir le bénéfice réel qu'un animal retirera de l'ingestion d'un aliment déterminé. C'est donc celui dans lequel on doit se placer pour les études in vitro de ce type.

- certains auteurs (TISSERAND 1968) ont travaillé sur d'autres fractions cellulosiques que la Cellulose brute (cellulose vraie de KURSCHNER et HOFFER, méthode modifiée par CHARLET et LEROY 1952), ce qui peut conduire à des résultats différents.

- la plupart des auteurs précédents ont travaillé sur des moutons adultes et non chez de très jeunes ruminants. Il n'est pas impossible que la micropopulation du rumen de ces jeunes animaux, bien qu'elle s'établisse très rapidement, comme nous venons de la voir, ne soit pas aussi adaptée aux régimes (ensilage par exemple) qu'elle ne l'est chez un ruminant adulte. C'est la seule explication plausible aux contradictions entre nos résultats et ceux de TISSERAND qui a mis en évidence sur foin standard une activité cellulolytique (Cellulose Weende) supérieure des inocula ensilage.

Quoiqu'il en soit, il apparaît certain qu'une part importante des différences d'activité de la population microbienne que l'on peut mettre en évidence in vitro entre régimes est dûe au substrat et non à l'inoculum. C'est là un point méthodologique extrêmement important qui mérite d'être signalé.

Les produits terminaux de la digestion des régimes à base d'ensilage :

En comparaison avec le foin, l'ensilage favorise la production dans le rumen de produits terminaux spécifiques.

- Ammoniaque : l'ammoniogénèse accrue à partir des substrats ensilages et des inocula des animaux ingérant un fourrage ainsi conservé confirme l'hypothèse de l'existence dans cet aliment d'autres stimuli chimiques spécifiques que les acides gras volatils. En effet, étant un produit fermenté, il subit une protéolyse intense (DURAND - SALOMON et ZELTER, 1960 - GOUET et coll. 1965), et contient de ce fait plus de 50 p. 100 d'azote total sous forme soluble. Or, il est bien connu (ANNISSON et coll. 1964) qu'une solubilité élevée des protéines s'accompagne d'une ammoniogénèse élevée au niveau du rumen. Ce phénomène a été très bien étudié in vivo par DURAND et coll. (1968) sur moutons adultes qui ont mis en évidence une ammoniogénèse importante dans le cas d'ingestion d'ensilage direct ou préfané (le préfanage réduit l'ampleur des processus de désamination mais a peu d'action sur la protéolyse). D'après ces auteurs, "le foin contenant moins de 50 p. 100 d'azote total sous forme soluble, il est normal que les concentrations ammoniacales par rapport au taux initial dans le rumen soient nettement moins importantes qu'avec les ensilages".

Nous avons cherché par le calcul une approximation de la quantité d'azote ammoniacal disponible réellement dans le rumen en ajoutant à la quantité d'N - NH_3 formée in vitro à partir

d'un g de substrat sec l'apport exogène représenté par l'ingestion d'une quantité équivalente de fourrage expérimental (tableau 51).

TABLEAU 51.- Quantité calculée d'ammoniaque disponible au niveau de la muqueuse ruminale (exprimée en mg d'azote ammoniacal / g substrat).

Lot / Age en semaines	Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5 semaines	0,91	1,17	13,40	12,62	-	9,13
8 semaines	4,96	4,85	13,96	13,68	9,45	9,51
14 semaines	6,48	6,21	13,12	14,22	9,98	10,21

Nous confirmons ainsi in vitro sur jeunes ruminants les résultats de DURAND et coll. obtenus in vivo sur moutons adultes : l'ammoniaque est formée dans le rumen en quantité plus importante avec un régime ensilage qu'avec un régime foin. Dans la mesure où ce métabolite représente un stimulus chimique du développement du rumen, et cela reste à démontrer, les animaux qui consomment un fourrage ensilé doivent avoir un rumen plus développé, ce que nous avons montré précédemment.

D'après nos études in vitro, les quantités d'ammoniaque libérées seraient plus faibles (tableau 45) avec l'ensilage préfané qu'avec l'ensilage naturel. Les résultats (in vivo) de DURAND et coll. (1968) montrent que les quantités d'ammoniaque contenues dans le rumen une heure après le repas sont identiques entre les deux ensilages. Par contre, l'efficacité azotée des ensilages naturels est inférieure à celle des foins et des ensilages préfanés qui sont comparables à cet égard. Divers éléments ont été avancés pour expliquer cette supériorité des ensilages préfanés : pertes en lysine plus faibles, teneur en certains métabolites (glucides solubles, acides gras ramifiés à courte chaîne) (GOUET et coll. 1965, WALDO et coll. 1965). Selon HOSHINO et SARUMARU (1966), la formation de glutamine à partir d'acide glutamique dans la paroi du rumen pourrait améliorer l'utilisation du NH_3. En effet, selon GOUET et coll. (1965), l'acide glutamique libre n'est pas catabolisé dans un ensilage préfané, alors qu'il l'est rapidement avec formation d'acide γ aminobutyrique dans un ensilage direct. L'ensilage naturel entraîne donc dans le rumen la présence d'une quantité accrue d' NH_3 dont une fraction est perdue pour l'animal (efficacité azotée inférieure) par suite de son absorption à travers la paroi

du rumen.

- Acides gras volatils : Que ce soit à partir des études in vitro, dans la mesure où on prend en considération les acides gras volatils disponibles réellement dans le rumen, ou des essais in vivo, nous avons démontré que la digestion microbienne de régimes à base d'ensilage conduisait à la formation dans le rumen d'une quantité totale d'acides gras volatils plus importante. Les différences in vivo, significatives au seuil 5 % entre l'ensilage préfané, l'ensilage naturel et le foin, conduisent au classement ensilage préfané > ensilage naturel > foin. Ceci est en accord parfait avec les résultats d'activité cellulolytique mesurée in vitro (graphique 20) sur substrats fourrages expérimentaux.

La répartition molaire des acides gras volatils présents dans le rumen est elle-même très différente selon les régimes. Les études in vitro et in vivo concordent pour démontrer que la concentration en acide butyrique du liquide ruminal est significativement supérieure dans le cas d'ingestion d'ensilage naturel ou préfané, régimes entre lesquels il n'y a pas de différence. Ceci peut être relié d'une part à la richesse des ensilages en acide lactique qui est susceptible d'être catabolisé partiellement dans le rumen en acide butyrique (PUECH 1968), et d'autre part à la teneur supérieure en acide acétique préformé, lequel est transformé, pour une part importante (40 à 50 %), en acide butyrique. Des travaux récents montrent, du reste, une interrelation entre ces deux phénomènes (LENG, 1969), l'addition de lactate augmentant la conversion de l'acétate en butyrate (SATTER et ESDALE 1968).

Pour l'ensilage préfané très riche en acide lactique (tableau 24), c'est la transformation de l'acide lactique en acide butyrique qui est prédominant puisque, par rapport au foin et in vitro (tableau 37), le pourcentage d'acide acétique n'est pas différent.

Pour l'ensilage naturel, nettement plus pauvre en acide lactique (tableau 24), la conversion acétique → butyrique est importante (outre l'apport exogène d'acide butyrique) puisqu'in vitro, on note une baisse marquée du pourcentage d'acide acétique formé. Mais la production globale plus importante d'acides gras volatils totaux masque ces phénomènes puisqu'in vivo (tableau 43) la concentration d'acide acétique est cependant plus importante.

Cette orientation butyrique marquée des fermentations avec des régimes ensilages, dont la cause première est une modification de faciès fermentaire par suite d'une baisse du pH du contenu ruminal, se fait au détriment de l'acide propionique dont le pourcentage molaire dans le jus du rumen des animaux recevant un fourrage conservé par fenaison est plus élevé que dans les autres groupes expérimentaux.

C'est, par contre, la teneur plus élevée des foins en glucides solubles (BALDWIN 1962, 1963 ; SATTER et coll. 1964) et un déplacement du pH vers la neutralité (KAUFMANN et ROHR, 1967) qui favorisent la production d'acide propionique par la voie lactate, acrylate (BALDWIN et coll., 1965).

En conclusion, les modifications importantes de composition et de structure des fourrages au cours de l'ensilage induisent des faciès fermentaires spécifiques, conduisant à des produits terminaux très différents en quantité et en proportion de ceux formés à partir du régime foin. Les concentrations en acides volatils totaux, en acide acétique, en acide propionique, en acide butyrique des jus de rumen des animaux ingérant un fourrage ensilé après préfanage, sont nettement plus élevées que celles des contenus des autres lots. Par rapport à celle du foin, l'ingestion d'ensilage naturel se traduit par une concentration ruminale plus élevée en acides gras volatils totaux, en acide acétique et en acide butyrique et plus faible en acide propionique.

Liaison entre la spécificité des produits formés et le développement fonctionnel du rumen :

Une étude approfondie de la composition des jus de rumen (tableau 52) prélevés sur les animaux abattus à jeun à 5, 8 et 14 semaines, nous permet d'apporter des éléments supplémentaires et intéressants en faveur d'une relation entre les stimuli chimiques, tels que acides gras volatils et ammoniaque et le développement structural et fonctionnel du rumen.

Les concentrations à jeun (tableau 52) de certains métabolites (ammoniaque, acide acétique, acide butyrique, acides gras volatils totaux) sont souvent plus élevées avec le foin qu'avec les ensilages naturel ou préfané et ce, surtout à 14 semaines.

Ce phénomène a déjà été signalé par DURAND et coll. (1968) pour NH_3 et ne serait pas dû à une différence de volume de contenu du rumen mais à une dégradation plus lente de l'aliment ou à un retour d'urée plus important dans le rumen. Cette explication est plus difficilement compréhensible quand il s'agit des acides gras volatils. Prenant NH_3 pour exemple, on peut faire d'autres hypothèses : l'ammoniaque est mieux utilisé avec de tels régimes dans la protéosynthèse bactérienne ; ce métabolite est davantage absorbé à travers l'épithélium ruminal. L'étude du comportement alimentaire a mis en évidence certains arguments (répartition nycthémérale de la prise de nourriture, rendement à l'ingestion) en faveur de la première supposition. La seconde hypothèse retient également toute notre attention.

TABLEAU 52.- Composition à jeun des jus de rumen prélevés à l'abattage

Régime		Foin		Ensilage naturel		Ensilage préfané	
Age \ Métabolite % cc jus / Animal		P.M.	G.M.	P.M.	G.M.	P.M.	G.M.
5 semaines	N - NH_3 (mg)	17,05	13,29	9,66	15,03	25,20	18,50
	Acide acétique (mmole)	3,000	1,033	2,250	4,633	2,250	2,350
	Acide propionique (mmole)	0,094	0,499	0,904	3,630	1,053	0,796
	Acide butyrique (mmole)	1,146	0,102	0,204	0,238	0,204	0,148
	Acides gras volatils totaux (mmole)	4,240	1,634	3,358	8,501	3,507	3,294
8 semaines	N - NH_3 (mg)	15,32	37,14	10,69	7,66	11,27	17,20
	Acide acétique (mmole)	0,833	3,650	2,133	1,500	2,300	3,600
	Acide propionique (mmole)	0,823	1,471	0,769	0,675	0,756	0,499
	Acide butyrique (mmole)	0,420	0,840	0,170	0,148	0,204	0,148
	Acides gras volatils totaux (mmole)	2,076	6,216	3,072	2,323	3,260	4,247
14 semaines	N-NH_3 (mg)	13,44	11,20	9,52	4,76	9,80	5,88
	Acide acétique (mmole)	3,334	1,417	2,334	1,917	1,167	1,583
	Acide propionique (mmole)	0,270	0,405	0,337	0,067	0,405	0,270
	Acide butyrique (mmole)	0,284	0,228	0,114	0,057	0,114	0,114
	Acides gras volatils totaux (mmole)	3,888	2,050	2,785	2,041	1,686	1,967

Nous constatons, en effet (tableau 53), l'existence, à 14 semaines d'âge, d'une corrélation négative significative entre les concentrations à jeun de jus de rumen en certains métabolites (acide acétique, acide butyrique, acides gras volatils totaux) et en ammoniaque, et le poids sec de l'organe.

TABLEAU 53.- Corrélations entre le développement du rumen et la concentration à jeun de certains métabolites

Age d'abattage / Métabolite	5 semaines	8 semaines	14 semaines
$N - NH_3$	- 0,55	- 0,37	- 0,82*
Acide acétique	+ 0,55	- 0,26	- 0,82*
Acide propionique	+ 0,48	- 0,37	- 0,19
Acide butyrique	- 0,13	- 0,35	- 0,66*
Acides gras volatils totaux	+ 0,52	- 0,35	- 0,88*

* Corrélations significative au seuil $\alpha = 0,05$

Les concentrations à jeun, les plus basses en ces métabolites, correspondent donc à un rumen plus développé et donc, on peut le supposer, ayant une capacité d'absorption supérieure. C'est là une réponse directe au problème posé.

La corrélation précédente ne devient étroite qu'à 14 semaines, c'est-à-dire, lorsque l'index fourrage étant supérieur à 30 % pour tous les veaux, les différences de développement du rumen (graphique 9) sont dûes à la nature du régime. Ceci permet de supposer que développement anatomique et développement physiologique (capacité d'absorption notamment) vont de pair.

CHAPITRE II.- FACTEURS RESPONSABLES DU DEVELOPPEMENT DU RUMEN

A partir des études précédentes, il est établi que l'ingestion d'aliments solides entraîne un développement allométrique positif du rumen. On sait, de façon certaine, que le développement de la muqueuse ruminale est stimulé après le sevrage par la présence des acides gras volatils (FLATT et coll. 1958, TAMATE et coll. 1962, BROWNLEE 1956, WARNER 1956). On ignore par contre, s'il existe d'autres stimuli que les acides gras volatils pour ce développement.

Différant très nettement entre les trois régimes que nous venons d'étudier, l'ammoniogénèse ruminale plus élevée observée avec les régimes ensilage nous incite à penser que ce pourrait être un stimulus chimique effectif d'autant que ce métabolite est absorbé et métabolisé (Mc LAREN et coll., 1961, 1962, SADAO HOSHINO et coll., 1966) par la muqueuse ruminale, tout comme les acides gras volatils.

Mais pour quelle part les différences de stimulation motrice du rumen dûe aux différents régimes peuvent-t-elles rendre compte du développement plus important du rumen avec des rations à base d'ensilage ? Le développement de la muqueuse du rumen est-t-il indépendant de celui de la muqueuse et sous la dépendance de la structure grossière de l'aliment ? Le développement structural de la muqueuse du rumen va-t-il de pair avec son développement physiologique ?

La revue bibliographique, au début de ce travail, ne nous permet pas de répondre à ces questions indispensables pour préciser et comprendre les effets particuliers des régimes à base d'ensilage. Aussi, avons-nous abordé une série d'études susceptibles d'apporter des éléments de réponse sur la nature et les effets des stimuli physiques et chimiques des développements histoanatomiques et physiologiques du rumen.

A - Rôle des stimuli chimiques et physiques dans le développement anatomique.

Pour élucider ce problème, nous avons opéré en deux temps. Dans une première phase, l'objectif a été de déterminer la part du stimulus chimique dû aux acides gras volatils et du stimulus physique que représente le frottement du fourrage.

Dans une seconde phase, nous avons recherché si l'ammoniaque représentait un stimulus de nature chimique autre que les acides gras volatils pour le développement anatomique de la muqueuse ruminale. Enfin, pour compléter cette étude et comprendre les mécanismes du développement de la paroi ruminale, nous avons été conduits à préciser les particularités de la motricité du rumen chez le jeune ruminant.

1) Part respective d'un stimulus chimique ou mécanique sur le développement de la paroi ruminale :

a) Conditions générales des études de stimulation :

Dans tous nos essais de stimulation, nous avons utilisé la méthode de perfusion intraruminale lente (24 heures) précédemment décrite (voir photo p.47) et discutée. Les animaux (veaux opérés à 10-15 jours) ont été alimentés exclusivement au lait par fistule abomasale, afin qu'aucun aliment ne puisse entrer dans le rumen et y subir des fermentations. Nous avons ainsi pu comparer sur des sujets âgés de 3 semaines en début d'expérience l'action exclusive d'une infusion intraruminale d'un mélange d'acides gras volatils (acétique 60 %, propionique 30 %, butyrique 10 %) en solution dans de la salive artificielle (pH ajusté à 6,6 par addition d'acide phosphorique) à celle de frisures de plastique introduites par une fistule du sac dorsal du rumen pour y simuler le frottement exercé par les fragments de fourrage. Un troisième groupe recevait à la fois l'infusion d'acides gras volatils et les frisures de plastique (Lot "AGV + plastique") dans les mêmes conditions que les lots "AGV" et "plastique" précédents. Ce dernier groupe recevait parallèlement une infusion de salive artificielle afin que les quantités de liquide infusé dans le rumen des animaux soient strictement identiques à âge égal dans chaque lot. Sur un dernier groupe de sujets (lot "témoin"), était pratiquée uniquement une infusion de salive artificielle.

Les animaux ont été abattus à des âges variables. Aussitôt après abattage, nous prélevons le rumen, lequel est lavé, dégraissé aux ciseaux et pesé. Pour mesurer le développement anatomique du rumen, nous avons choisi plusieurs méthodes :

- Détermination du poids sec de l'organe :

Nous prélevons trois échantillons dans trois régions différentes du rumen (atrium, sac ventral, sac dorsal) dont nous déterminons le poids sec par séchage à poids constant à une étuve à 60-70°C. La moyenne des matières sèches obtenues représente la matière sèche de l'organe. Connaissant le poids frais de l'organe pesé après l'abattage, nous en déduisons ainsi le poids sec. Nous avons préféré cette méthode, utilisée par STOBO et coll. 1966, à la détermination du seul poids frais de l'organe - méthode de KESLER (1951) - car il est très difficile de le

débarrasser de toute l'eau de lavage. Par ailleurs, nous n'avons pas dégraissé la matière sèche afin d'obtenir un poids sec dégraissé comme le font WARNER et ses collaborateurs (1956) car ceci suppose soit de pouvoir dégraisser tout l'organe (ce qui nous était impossible car nous l'utilisions pour d'autres mesures) soit de partir d'un organe avec très peu d'infiltrations graisseuses à l'abattage sinon le résultat est par trop dépendant de l'échantillon prélevé - et, dans ce cas, le dégraissage perd de son intérêt -.

- Estimation du développement papillaire :

Quelques cm2 de l'atrium et du sac ventral sont prélevés, fixés dans le liquide de BOUIN-Hollande et photographiés afin de préciser l'aspect, la dimension et l'importance des papilles. Cette méthode étant très subjective, nous y avons adjoint un dénombrement des papilles par examen d'un cm2 de la paroi au binoculaire (grossissement 20-40). Le dénombrement se fait sur trois échantillons de chacune des zones précédentes, les papilles étant réparties en trois classes :

petites = x = longueur des papilles < 0,4 mm
moyennes = 0,4 mm < x < 0,8 mm
grosses = x > 0,8 mm

Ce travail est extrêmement long puisque nous avons été ainsi conduits à dénombrer près de 100 000 papilles mais il nous a paru préférable, car beaucoup plus précis, à la méthode qui aurait consisté à échantillonner la surface du rumen et à n'examiner que les papilles le long de certaines sections transversales (HARRISSON et coll. 1960).

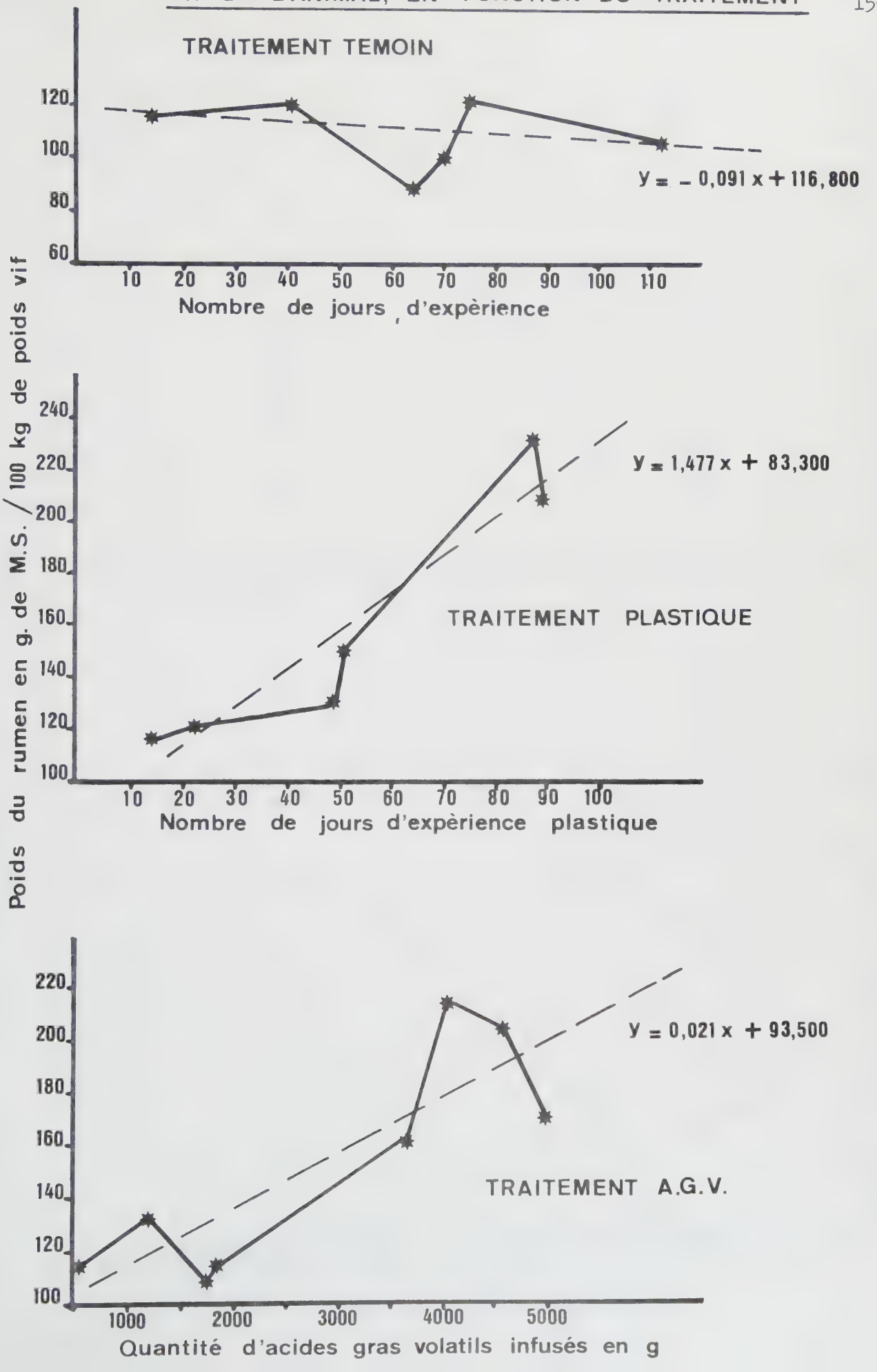
- Estimation du développement de la muqueuse :

Immédiatement après abattage, sont prélevés en double quelques cm2 de l'atrium, du sac ventral et du sac dorsal. La muqueuse est disséquée sur ces fragments de paroi du rumen et séparée manuellement de la musculeuse séreuse sous jacente selon la technique de FLATT et coll. (1959). Les tissus ainsi séparés sont séchés à l'étuve jusqu'à poids constant et pesés. Les résultats sont exprimés en pourcentage de muqueuse par rapport au tissu sec. La moyenne des valeurs obtenues représente le pourcentage de muqueuse de la paroi du rumen.

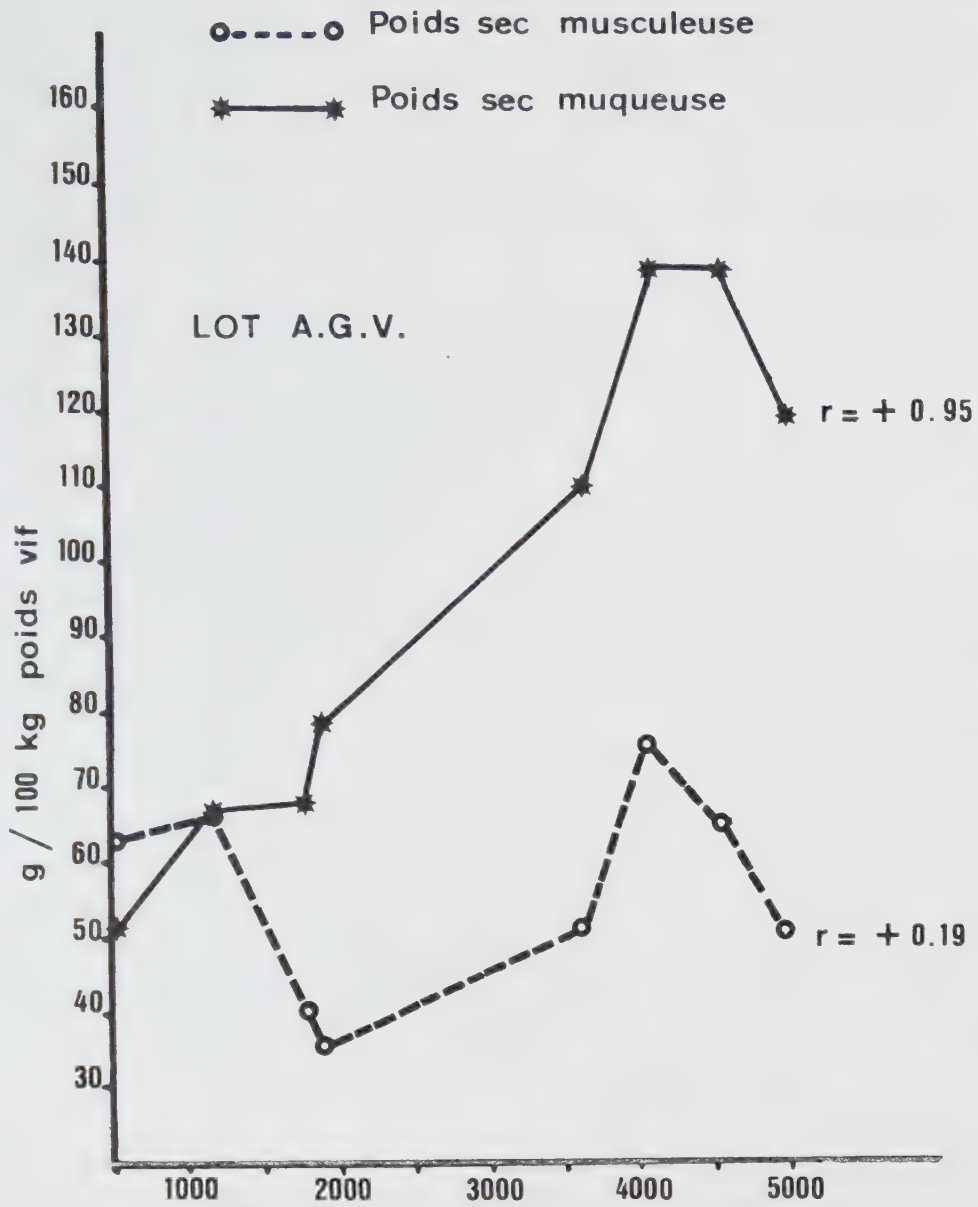
b) Résultats :

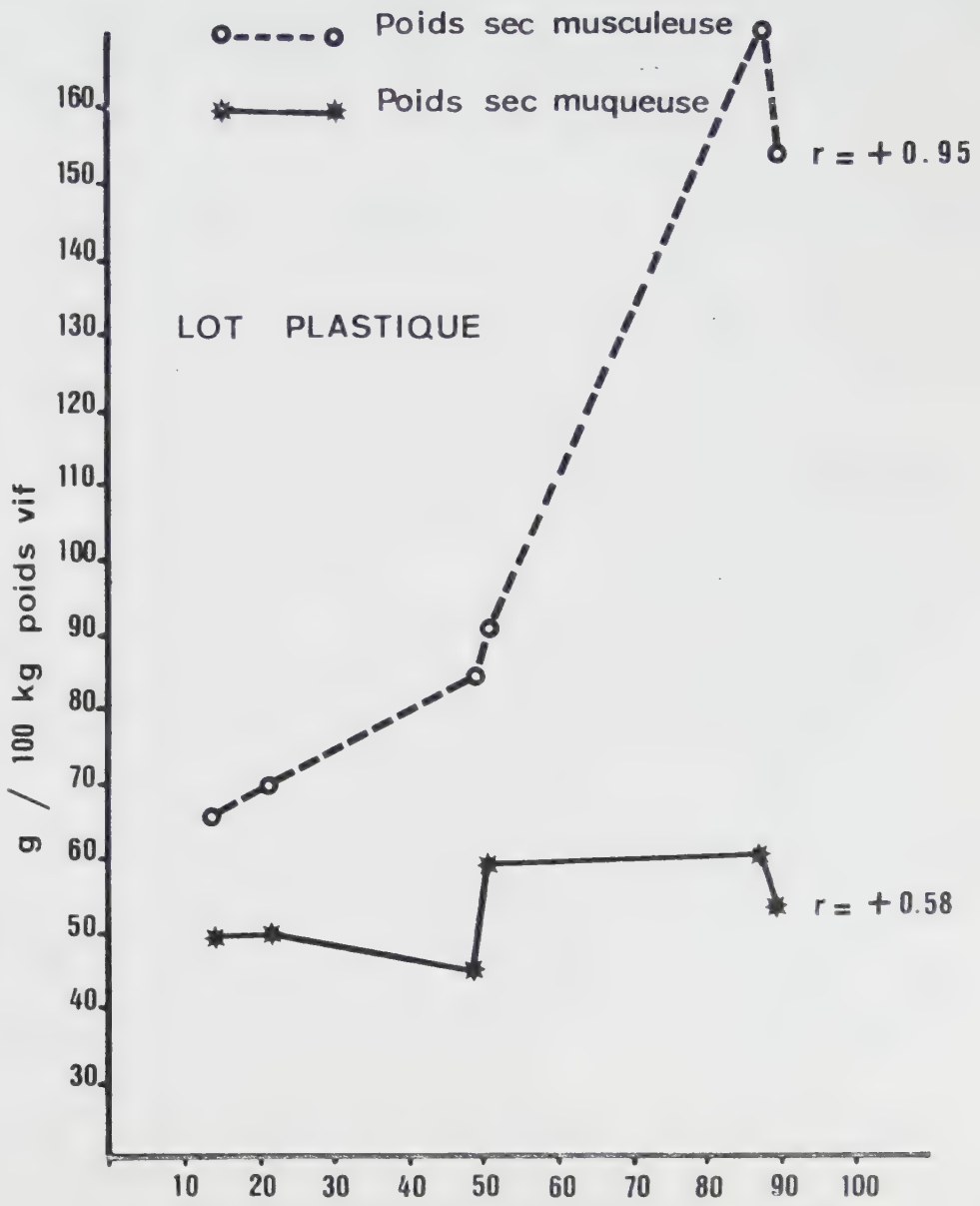
Les infusions intraruminales d'acides gras volatils ou la présence de frisure plastique dans le rumen stimulent (graphique 23) le développement de la paroi de cet organe par rapport au traitement témoin (infusion de salive artificielle) pour lequel la croissance du rumen est pratiquement isométrique Cette stimulation du développement de la paroi du rumen affecte

GRAPHIQUE 23 EVOLUTION DU POIDS DU RUMEN SEC RAPPORTE AU POIDS VIF DE L'ANIMAL, EN FONCTION DU TRAITEMENT

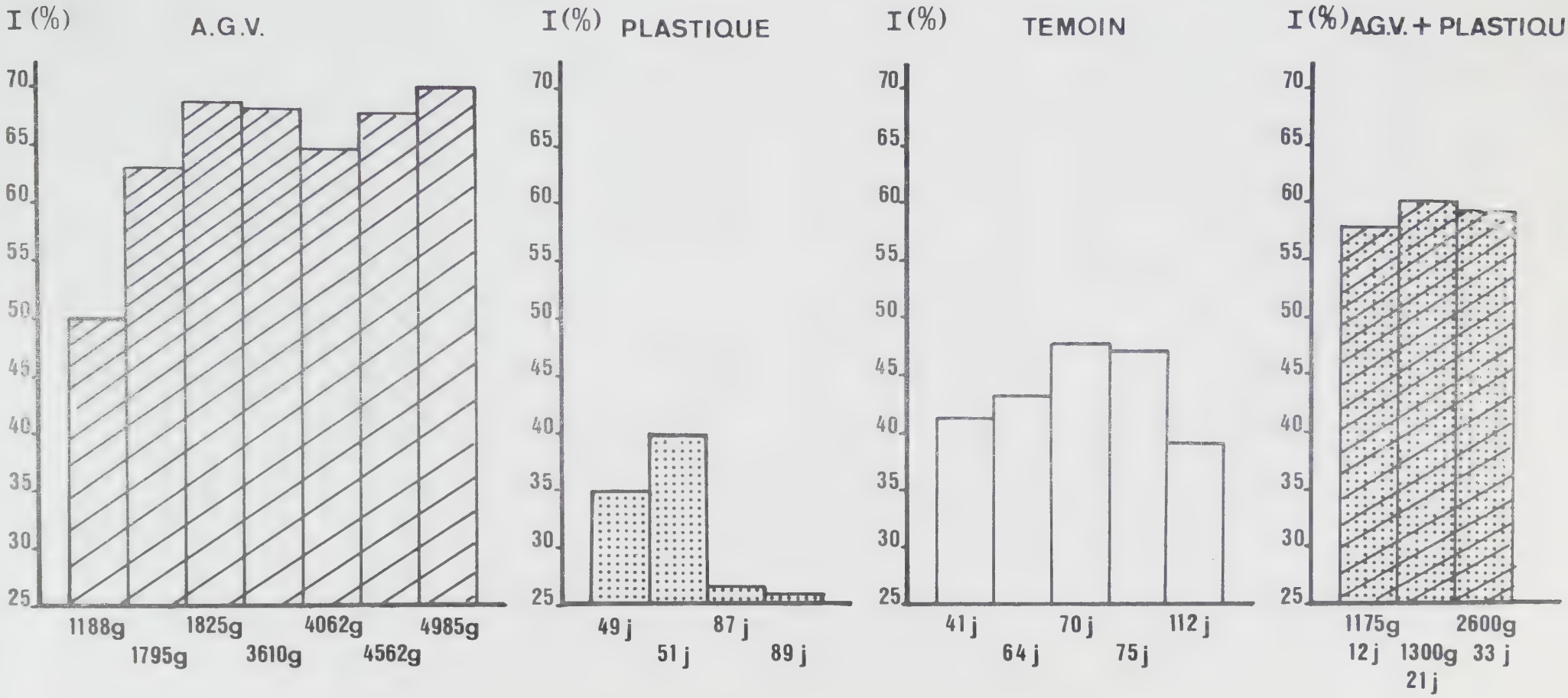


GRAPHIQUE 24 EVOLUTION DU POIDS SEC DE LA MUQUEUSE ET DE LA MUSCULEUSE DU RUMEN DES VEAUX DES LOTS "A.G.V. ET PLASTIQUE"





GRAPHIQUE 25 INDEX DE DEVELOPPEMENT PAPILLAIRE (I) CHEZ LE VEAU, EXPRIME EN MATIERE SECHE MUQUEUSE % MATIERE SECHE TOTALE DE LA PAROI DU RUMEN



uniquement soit la muqueuse (stimulus de nature chimique représenté par les acides gras volatils), soit la musculeuse (stimulus de nature physique représenté par la frisure de plastique). Ceci est très nettement visible dans le graphique 24. C'est ainsi que les coefficients de corrélation entre les quantités d'acides gras volatils infusés et le poids sec de muqueuse du rumen, entre le nombre de jours d'expérience des animaux recevant de la frisure de plastique et le poids sec de la musculeuse sont très élevés : + 0,95 et + 0,95 (valeurs significatives, seuil 1 %). Les coefficients de corrélation entre les quantités d'acides gras volatils infusés et le poids sec de la musculeuse du rumen, entre le nombre de jours d'expérience plastique et le poids sec de la muqueuse sont par contre très faibles = + 0,19 et + 0,58 et non significativement différents de zéro (seuils 5 % et 1 %).

Un certain seuil d'acides gras volatils semble nécessaire pour que ce développement de la muqueuse du rumen soit réellement stimulé puisque, pour 525 g d'acides gras volatils infusés par exemple, le poids sec (rapporté à 100 kg de poids vif) de la muqueuse n'est pas significativement différent du poids sec moyen de celui du lot plastique lequel, étant constant, peut être utilisé comme référence, Le seuil, dans nos conditions expérimentales, se situe donc au-delà. Le même phénomène se manifeste en ce qui concerne le développement de la musculeuse du rumen. Nous avons calculé un index de développement papillaire.

$$I = \frac{\text{Matière sèche muqueuse}}{\text{matière sèche totale de la paroi du rumen}} \times 100$$

dont les valeurs ont été rapportées selon les différents traitements sur le graphique 25.

Par rapport aux sujets témoins, cet index est nettement plus élevé chez le veau recevant une infusion intra ruminale d'acides gras volatils, et nettement plus faible chez ceux dont le rumen a été stimulé mécaniquement par le plastique. Il prend une valeur intermédiaire entre les lots "AGV" et "plastique" pour le lot "AGV + plastique". Ce critère est très satisfaisant pour juger du développement papillaire de la paroi du rumen. Développement des papilles et pourcentage de muqueuse sont en effet étroitement liés, comme le montrent, d'une part les photographies de la paroi du rumen, et d'autre part le comptage des papilles et la mesure de leurs dimensions.

Les photographies (10_{14}, 11_{15}, 12_{16}, 13_{17}) de l'atrium des rumens des animaux du lot "AGV" (ou du lot "AGV + plastique") montrent une surface hérissée de papilles grandes, plus longues que larges, en forme de palette, alors que celles de l'épithélium ruminal des veaux du lot "plastique" ou du lot

VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (ATRIUM)		
Photo n° 10	Photo n° 11	Photo n° 12
Témoin	Plastique	Acides gras volatils
VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (ATRIUM)	SECTION DE LA PAROI DU RUMEN (ATRIUM)	
Photo n° 13	Photo n° 14	Photo n° 15
Ammoniaque	Témoin	Plastique
SECTION DE LA PAROI DU RUMEN (ATRIUM)		VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (LOT ACIDES GRAS VOLATILS)
Photo n° 16	Photo n° 17	Photo n° 18
Acides gras volatils	Ammoniaque	Atrium
VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (LOT ACIDES GRAS VOLATILS)		VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (LOT PLASTIQUE)
Photo n° 19	Photo n° 20	Photo n° 21
Sac dorsal	Sac ventral	Atrium
VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN (LOT PLASTIQUE)		
Photo n° 22	Photo n° 23	
Sac dorsal	Sac ventral	

Nature des traitements subis par les veaux dont les fragments de la paroi du rumen ont été prélevés en vue de leur photographie :

Photographies 10-14 = Témoin - Animal abattu après 112 j. d'infusions intraruminales de salive artificielle

Photographies 11-15-21-22-23 = Plastique - 89 jours d'expérience plastique

Photographies 12-16-18-19-20 = Acides gras volatils - Infusion intraruminale de 4985 g d'AGV

Photographies 13-17 = Ammoniaque - Infusion intraruminale de 405 g d'$N\text{-}NH_3$

témoin sont petites, aussi larges que longues, coniques et pointues. Le dénombrement des papilles confirme ces observations (tableau 54).

TABLEAU 54.- Nombre de papilles par cm2 de la muqueuse de l'atrium ou du sac ventral du rumen d'animaux recevant soit des AGV, soit du plastique, soit les deux, exprimé en % du nombre total.

LOT (durée moyenne du traitement)	ATRIUM				SAC VENTRAL			
	Nombre total	Petites*	Moyennes*	Grosses*	Nombre total	Petites	Moyennes	Grosses
A.G.V. (7 semaines)	407	29,7	32,9	37,4	847	33,8	34,1	32,1
Plastique (7 semaines)	477	32,9	52,8	14,3	573	62,2	37,8	-
AGV + Plastique (5 semaines)	465	18,5	39,1	42,4	577	36,6	28,4	35,0
Témoin (7 semaines)	453	41,7	48,5	9,8	781	53,1	46,9	-

* x = longueur des papilles = petites x < 0,4 mm ; moyennes 0,4 mm < x < 0,8 mm ; grosses x > 0,8 mm

Les papilles de l'atrium sont plus développées que celles du sac ventral. Les papilles du sac dorsal sont les moins développées (photographies 18, 19, 20, 21, 22, 23).

c) Conclusion et discussion :

Les acides gras volatils, par leur action chimique et du fait de leur métabolisme à l'intérieur de la paroi du rumen (PENNINGTON 1952, PENNINGTON et coll. 1957) entraînent un développement important de la muqueuse du rumen et des papilles. Ceci était déjà supposé (FLATT et coll. 1956, BROWLEE 1956).

Le plastique, par son action mécanique, induit un développement de la musculeuse de la paroi du rumen en n'entraînant ni de développement de la muqueuse, ni de développement papillaire. Il y a donc indépendance entre les deux développements muqueuse et musculeuse), ce que confirment les résultats portant sur les développements papillaires et musculaires des rumens des

sujets recevant du lot A.G.V. + Plastique.

Nous sommes en désaccord avec BLAXTER et coll. (1952) pour qui le développement du rumen, et notamment de sa capacité, par suite de l'action physique des fourrages, se fait uniquement par un étirement, une distension de sa paroi. En fait, cette distension existe, et nous en avons une preuve du fait de la diminution du nombre de papilles/cm2 (tableau 54), des muqueuses du sac ventral du rumen des veaux 'plastiques" mais elle est associée à une augmentation très importante du poids global de la musculeuse (graphique 24). Le résultat de ces deux effets de sens contraire (distension et augmentation du poids de musculeuse) est une augmentation relativement faible (photo 15) de l'épaisseur de paroi musculaire du rumen. Ceci confirme les observations de STOBO et coll. (1966) avec une alimentation solide et suggère que, du point de vue musculature le rumen est suffisamment développé pour qu'une motricité puisse se manifester très tôt chez le jeune ruminant.

Certaines contradictions, dans la littérature, concernent l'action stimulante des acides gras volatils sur le développement papillaire, des auteurs n'ayant pas obtenu de réponse. Or, d'après nos résultats, un niveau minimum d'acides gras volatils est requis. Pour le préciser, nous avons calculé, à partir de nos données, les équations de régression du poids (Y_1) de rumen sec (g/100 kg poids vif) en fonction des quantités (X_1) d'acides gras volatils infusés dans le rumen des veaux du lot "AGV" : $Y_1 = 0{,}021\ X_1 + 93{,}500$ (1)

Nous avons calculé l'équation correspondante pour les veaux des lots "plastique" et témoin, le poids du rumen sec Y_2 et Y_3 variant en fonction du nombre de jours de présence du plastique dans le rumen (X_2) ou du nombre de jours d'expérience des animaux témoins (X_3) = $Y_2 = 1{,}477\ X_2 + 83{,}300$ (2)

$Y_3 = - 0{,}091\ X_2^2 + 116{,}800$ (3)

L'équation (3) indique que le poids de rumen sec par rapport au poids vif qui doit être pris pour référence du début (X_3=0) des expériences "plastique" ou "acides gras volatils" est $Y_3 = 116{,}8$.

La quantité minimum X_1 d'acides gras volatils pour lequel le poids des rumens des animaux "AGV" est supérieur à la valeur $Y_3 = 116{,}8$ se déduit aisément de l'équation (1) : $X_1 > 1100$ g.

Un calcul analogue indique le nombre minimum (X_2) de jours de présence du plastique dans le rumen des veaux "plastique" pour que la stimulation soit effective : $X_3 > 23$ jours.

La quantité minimum d'acides gras volatils que nous avons

déterminée, 1110 g soit environ 17 M, est inférieure au seuil cité par FLATT et coll. (1958) ou par TAMATE et coll., 1962 (30 M). En fait, les conditions expérimentales dans ces essais sont très différentes et d'autre part le seuil que nous avons déterminé est un seuil minimum, les auteurs précédents considérant plutôt empiriquement un seuil suffisant pour une observation "facile" du développement du rumen et de ses papilles.

Par ailleurs, le mélange acides gras volatils infusés est très différent d'un auteur à l'autre. Or, les différents acides gras volatils n'ont pas le même effet stimulant vis-à-vis de la muqueuse du rumen. D'après SANDER et coll., 1959, ils seraient actifs dans l'ordre butyrique > propionique > acétique. Ceci peut expliquer certaines des divergences précitées.

Mais, plus que la valeur absolue du seuil d'acides gras volatils nécessaire pour stimuler le développement de la muqueuse du rumen, c'est la notion de seuil elle-même qui est intéressante. Elle permet de comprendre pourquoi certains auteurs n'ont pas observé de développement de la musculeuse par l'introduction d'éponges plastiques (FLATT et coll. 1958). La nature du stimulus est, par ailleurs, importante. Nous avons choisi une frisure de plastique assez rugueuse, simulant bien la structure d'un fourrage, et avons veillé à ce que le rumen soit toujours plein. Dans les études précédentes, les structures plastiques utilisées étaient souvent plus souples et l'état de vacuité de rumen souvent incertain, une certaine quantité d'éponges étant introduite périodiquement et non journellement.

2) Action de l'ammoniaque sur le développement de la muqueuse du rumen :

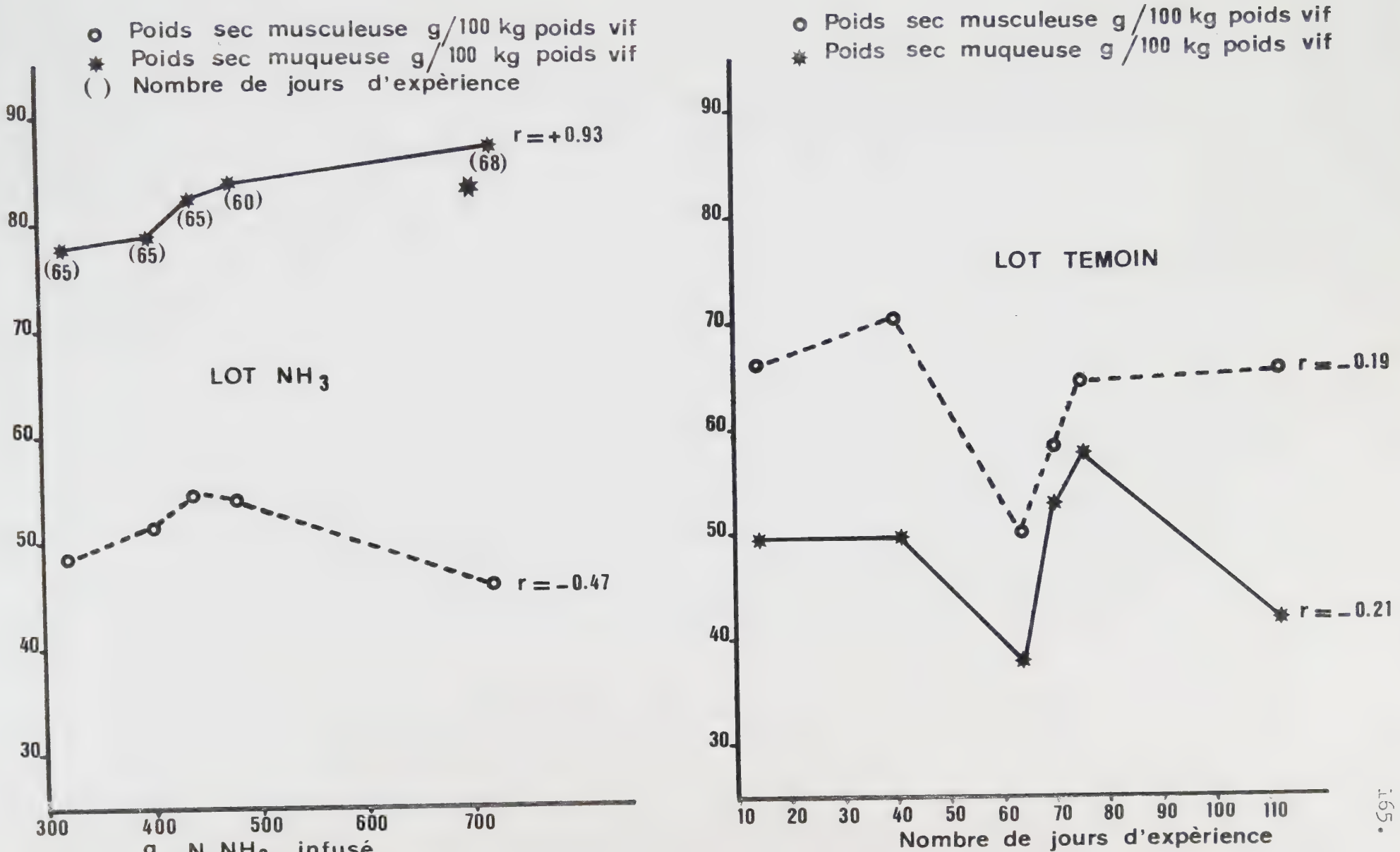
a) Modalités d'infusion intraruminale lente des solutions ammoniacales :

Nous avons travaillé dans les mêmes conditions techniques que pour les infusions d'acides gras volatils sur des animaux (veaux ou chevreaux) nourris exclusivement au lait par fistule abomasale. Seule la nature de la solution est modifiée. Nous avons utilisé une solution tamponnée (pH 7,5) de $ClNH_4$ - NH_4OH, à des doses variant de 0,05 à 0,20 g $N\text{-}NH_3$/Kg de poids vif, dans de la salive artificielle (veaux et chevreaux). Ces doses d'$N\text{-}NH_3$ ont été parfaitement tolérées par les animaux, un repos étant observé les samedi et dimanche et les quantités d'$N\text{-}NH_3$ infusées ayant été augmentées très progressivement. Nous avons choisi un pH 7,5 car l'absorption de l'ammoniac à travers la paroi du rumen est conditionnée par le pH du contenu ruminal, seule la forme non ionisée étant absorbée (BLOOMFIELD, 1963).

b) Résultats :

Le poids moyen et l'index de développement papillaire

GRAPHIQUE 26 EVOLUTION DU POIDS DE LA MUQUEUSE ET DE LA MUSCULEUSE DU RUMEN DES VEAUX DES LOTS NH_3 ET TEMOIN



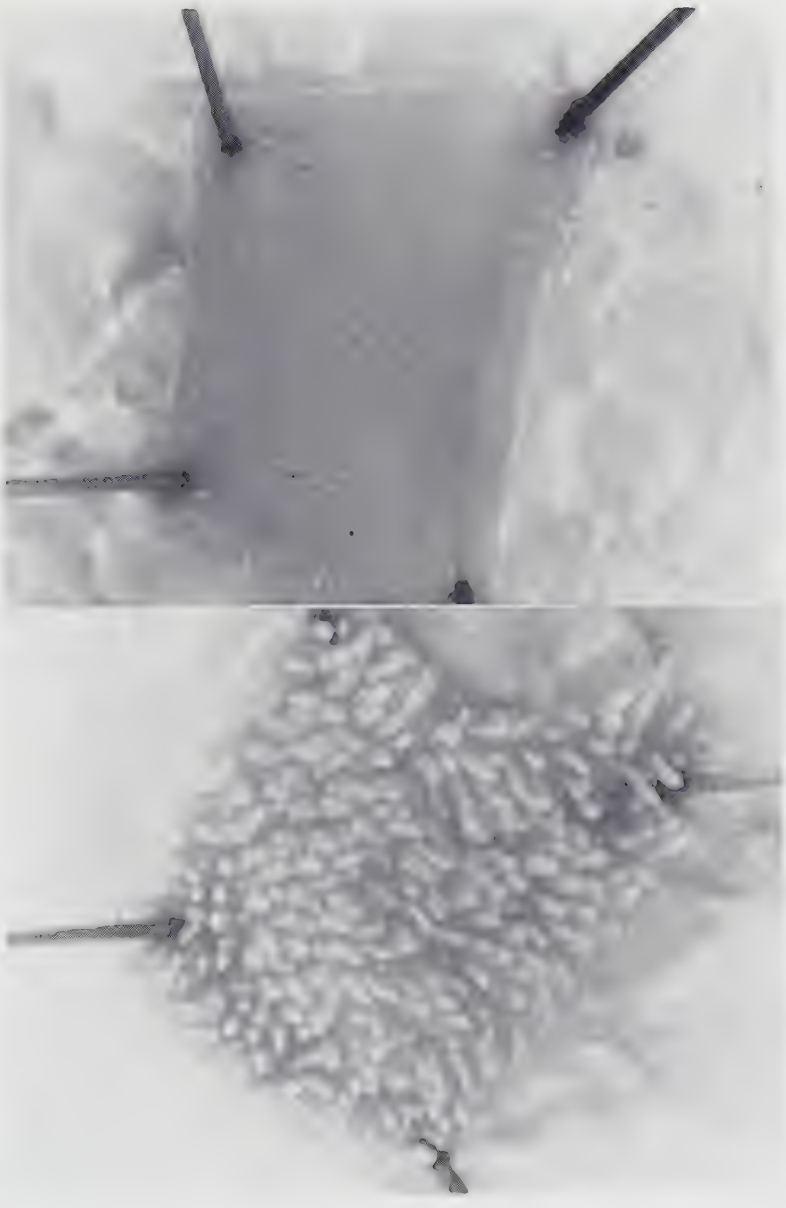
VUE D'ENSEMBLE DE LA PAROI DU RUMEN
DE CHEVREAUX (ATRIUM)

TEMOIN

Photo n° 24

SOLUTION AMMONIACALE

Photo n° 25



(tableau 55) des rumens des veaux ou chevreaux ayant reçu l'infusion de la solution ammoniacale, sont significativement plus élevés que ceux des animaux témoins.

TABLEAU 55.- Effets d'une perfusion intraruminale d'une solution d' NH_3 sur le développement du rumen et de la muqueuse de veaux ou de chevreaux.

	Poids de rumen sec g/100 kg poids vif		Index de développement papillaire en %	
	Veaux(1)	Chevreaux (2)	Veaux	Chevreaux
Solution ammoniacale	137,2 130,5 126,5 133,6 138,0 Moyenne = 133,2	197,2 183,0 189,8 Moyenne = 190,0	60,1 60,3 61,6 65,6 60,8 Moyenne = 61,7	66,1 71,2 59,3 Moyenne = 65,2
Témoin	Moyenne lère expérience	103,4 105,6 111,0 Moyenne = 106,7	Moyenne lère expérience	41,3 46,0 43,6 Moyenne = 43,3

(1) Durée moyenne de l'expérience = 65 jours
(2) Durée de l'expérience : 90 jours

Le stimulus chimique que représente l'ammoniaque induit uniquement le développement de la muqueuse (graphique 26) de la paroi du rumen. Nous n'avons pas effectué de comptage du nombre de papilles/cm2 ayant montré précédemment la corrélation très étroite entre le développement papillaire et le pourcentage de muqueuse dans les tissus ruminaux. Les photographies (nos 13, 25 et nos 10, 24) de l'atrium des animaux perfusés (veaux ou chevreaux) et des animaux témoins confirment très nettement que le développement papillaire est stimulé par la présence d'ammoniaque dans le rumen. Ce métabolite constitue donc, au même titre que les acides gras volatils, un stimulus chimique du développement de la muqueuse et de ses papilles.

Il est difficile de comparer quantitativement, par rapport

au traitement témoin, l'incidence de ces deux stimuli sur le développement de l'épithélium ruminal (poids sec et index de développement papillaire) car les conditions expérimentales très particulières, que nous avons adoptées, sont fort éloignées de celles d'une alimentation normale. Néanmoins, ces métabolites ont été tous deux introduits dans le rumen à la limite des doses physiologiquement tolérables. Dans cette optique, le tableau 56 montre qu'ils sont efficaces dans l'ordre AGV > NH_3.

TABLEAU 56.- Comparaison de la valeur relative par rapport au témoin (indice 100) de l'action des A.G.V. ou de NH_3 sur le développement du rumen chez le veau.

Traitement	Poids rumen sec	Index de développement papillaire
Témoin	100	100
Solution ammoniacale	116	139
Acides gras volatils	150	158

L'action stimulante plus faible de l'ammoniaque peut s'expliquer par le fait qu'elle n'est que très partiellement métabolisée dans le rumen, alors que le taux de métabolisation des acides gras volatils, notamment du C_4, est élevé.

3) Etude critique de la motricité gastrique chez le jeune ruminant :

Nous avons démontré la participation des acides gras volatils et de l'ammoniaque en tant que stimuli chimiques du développement anatomique de la muqueuse du rumen et celle des stimuli physiques sur le développement de la musculeuse du rumen. On peut penser que le frottement des particules plastiques dans notre expérience ou des fragments de fourrage dans des conditions normales, est un stimulant des zones réflexogènes du rumen dont le développement des contractions entraîne le développement de sa musculature. Mais alors se posent deux questions :

- Y-a-t-il compatibilité entre le non développement de la musculeuse chez le jeune veau (ou chevreau) en régime lacté exclusif et l'existence chez ces animaux d'une musculeuse relativement développée, capable à priori de contractions normales

comme ceci a déjà été suggéré par ROY (1956), BENZIE et PHILLIPSON (1957) ? D'après les travaux de FLATT (1959), on pourrait penser que la musculature du jeune n'est pas suffisante pour que s'établissent les contractions caractéristiques du rumen de l'adulte. Il indique en effet, d'une part que ces mouvements (s'ils existent) sont trop faibles pour être enregistrés nettement chez des veaux en régime lacté exclusif âgés de 102 jours, et d'autre part que les premières contractions normales relevées sur des veaux avec des régimes à base de fourrage ne surviennent qu'après 57 jours. Le premier point est en accord avec ce qui est admis habituellement, à savoir qu'un régime lacté exclusif peut retarder jusqu'à l'âge de 6 mois l'apparition du mérycisme (POUNDEN et HIBBS 1950). Le second, par contre, est en désaccord avec l'apparition de façon très précoce de la rumination (entre le 5e et le 28e jour). Chez le veau recevant une alimentation lactée complétée par un concentré et du fourrage, la durée totale de la rumination par 24 h, fonction de la quantité d'aliments solides ingérés, atteint 1 heure la 1ère et 2e semaine, 3 heures la 3e et 4e et dépasse 5 heures à la 6e semaine (SWANSON et HARRIS, 1958).

- Y-a-t-il indépendance du développement de la muqueuse et de la musculeuse ?

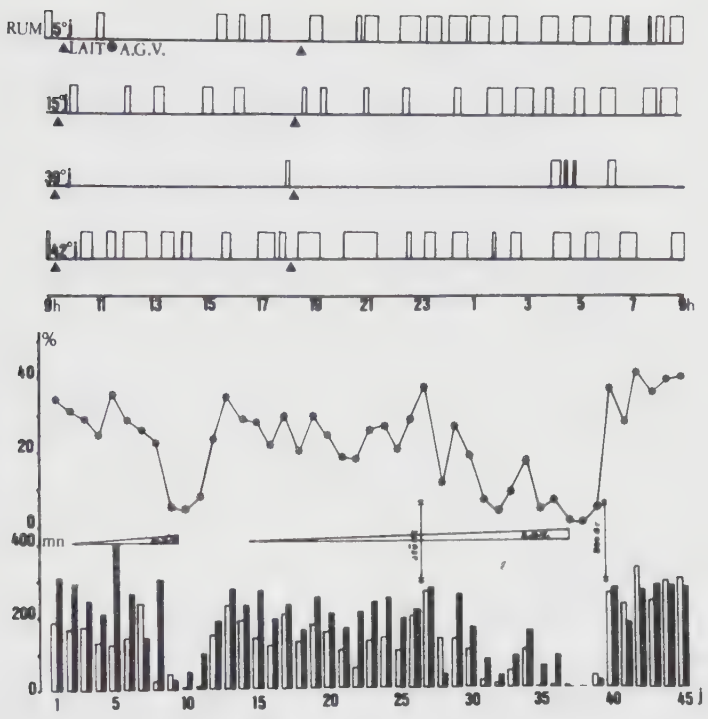
Nos résultats semblent le prouver mais avons-nous dissocié parfaitement les phénomènes chimiques et mécaniques ? Nous en sommes sûr pour le lot "plastique", mais en raison des contradictions précédentes, nous ne pouvons l'affirmer pour le lot "AGV" dans la mesure où il subsisterait une motricité ruminale pouvant à priori interférer dans le développement de la paroi.

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé une étude polygraphique (RUCKEBUSCH, 1967) du comportement de sujets nourris exclusivement au lait par fistule abomasale, pour certains après vidange et isolement fonctionnel du rumen au niveau de l'orifice rumino-réticulaire à l'âge d'un mois, avec, en cours ou en fin d'essai, stimulation chimique (acides gras volatils, ammoniaque) ou mécanique (plastique) de la paroi du rumen.

a) Conditions expérimentales :

Six veaux ont subi à l'âge de 3 semaines à 1 mois, sous anesthésie générale, un isolement fonctionnel du rumen.

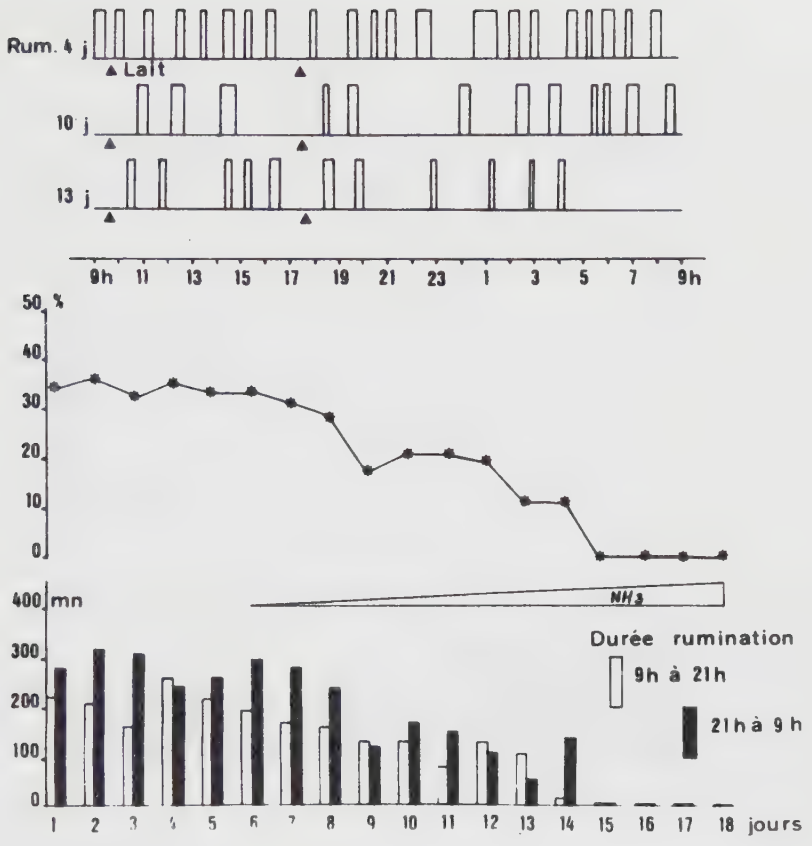
Cet organe est préalablement vidé, lavé au sérum physiologique et fistulisé. La mise en place d'une canule abomasale et d'électrodes d'acier (RUCKEBUSCH et CANDAU, 1968), dans la paroi du réseau, du rumen dorsal et ventral, termine l'intervention. Un 7e veau a subi une mise en place de canules du rumen et de la caillette au même âge que les précédents mais sans isolement du rumen.



Graphique 27 - Evolution de la durée de "rumination à vide" chez un veau âgé de 3 semaines -40 kg- après isolement fonctionnel du rumen durant une période post-opératoire de 45 jours. Sujet nourri au lait artificiel deux fois par jour et recevant par perfusion intra-ruminale des quantités croissantes d'acides gras volatils (AGV) du 2e au 9e jour et du 14e au 37e jour.

En haut : exemples de répartition nycthémérale des différentes périodes de rumination au cours (5e j) ou immédiatement après (39e j) perfusion d'AGV et 2 jours après introduction de copeaux de matière plastique (42e j).

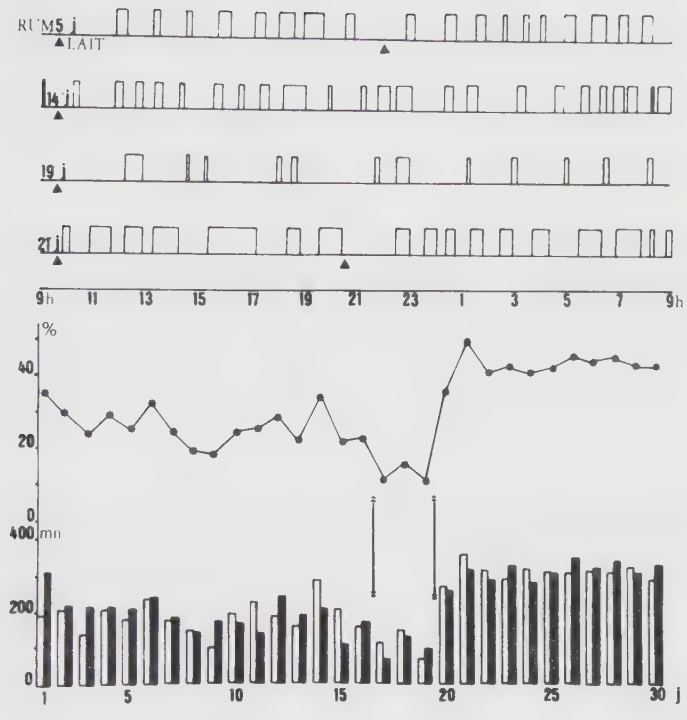
En bas : durée de rumination en minutes de 9 h à 21 h (colonnes blanches) et de 21 h à 9 h (colonnes noires) et pourcentage par nycthémère de la valeur totale de "rumination à vide". Noter la baisse progressive de cette valeur pour la perfusion de quantités croissantes d'AGV.



Graphique 28 - Evolution de la durée de rumination à vide chez un veau âgé de 3 semaines, sujet nourri au lait artificiel par voie abomasale et recevant une perfusion intraruminale de NH_3.

En haut = exemple de répartition nycthémérale des différentes périodes de rumination 48h. (4e j.) avant perfusion intraruminale de solution ammoniacale, ainsi que 4 j. (10e j.) et 7 j. (13e j.) après.

En bas = durée de rumination en minutes et pourcentage par nycthémère de la valeur totale Noter la baisse progressive de cette valeur pour la perfusion de quantités croissantes d'NH_3.



Graphique 29- Evolution de la durée de rumination chez un autre veau âgé de 4 semaines -45 kg- après isolement fonctionnel du rumen et mise en place d'une canule abomasale durant une période post-opératoire de 30 jours. Sujet ne recevant que du lait artificiel par voie abomasale.

En haut : répartition nycthémérale des différentes périodes de rumination 5 et 14 jours après l'intervention -ainsi que 24 h avant (19e j) et après (21e j) introduction de copeaux de matière plastique.

EN bas : durée de rumination en minutes et pourcentage par nycthémère. Noter l'augmentation de cette valeur par la stimulation mécanique du rumen.

Sur deux des 4 survivants, placés sur caillebotis et nourris deux fois par jour au lait par fistule abomasale, les phénomènes mécaniques du rumen ont été enregistrés 24 h / 24 h pendant plus d'un mois à partir du lendemain de l'intervention parallèlement aux mouvements de la mâchoire inférieure. Les effets de la perfusion intra-ruminale lente d'acides gras volatils, du jeûne et de l'introduction dans le rumen de copeaux de matière plastique, ont été vérifiés dans les conditions précitées. Les effets de l'infusion intraruminale lente de solution ammoniaque ont été analysés sur un veau muni de fistule du rumen et de l'abomasum, comme précédemment.

b) Résultats :

- Rumination et contenu du rumen avant l'intervention : le contenu est représenté, pour les 7 sujets opérés, par un liquide d'odeur forte et de débris végétaux de taille diverse totalisant de 14 à 40 g de matière sèche. L'existence d'une réponse au pincement du réseau et l'état physique des ingesta sont en accord avec l'existence, à cet âge, d'une rumination vraie.

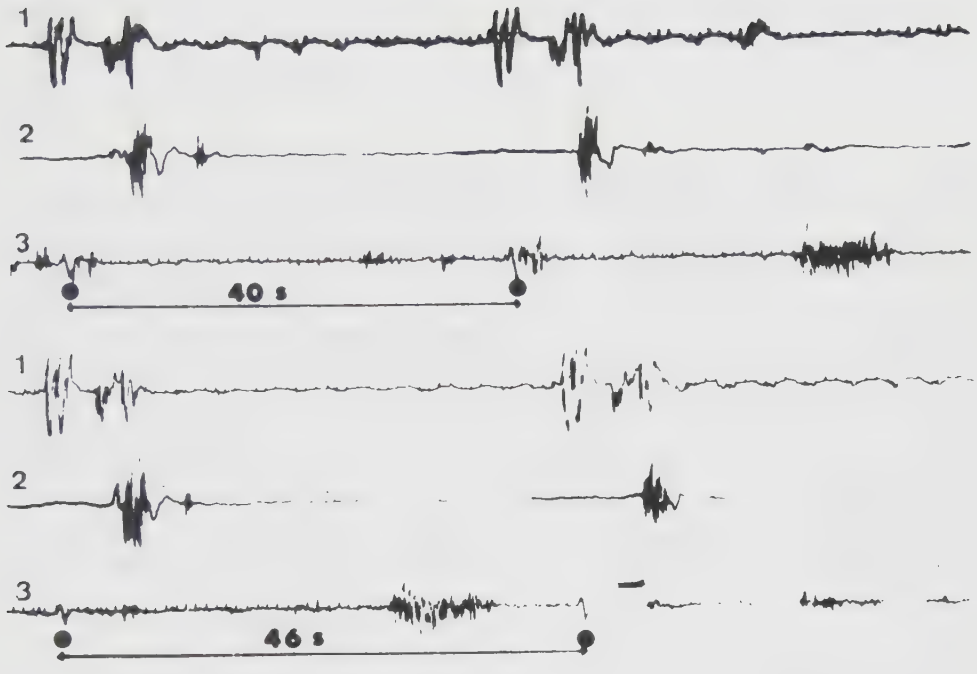
- Temps de rumination avec ou sans isolement du rumen et sous régime lacté exclusif : L'absence d'ingestion de tout aliment solide ne supprime pas la séquence mérycique : effort de régurgitation - antipéristaltisme oesophagien - mastication lente et déglutition. Cette rumination à vide totalise, quatre jours après l'intervention, chez les deux sujets à rumen isolé 29 p. 100 du nycthémère, et chez le sujet sans rumen isolé 27 p. 100 du nycthémère ; la différence entre ces deux valeurs n'est pas significative (seuil 1 %).

Les graphiques 27 et 28 permettent de suivre l'évolution de cette valeur durant une période de 45 jours chez l'un des sujets (rumen isolé) recevant, par ailleurs à deux reprises, des quantités croissantes d'acides gras volatils et durant une période de 30 jours chez un autre veau (rumen non isolé) recevant une infusion intraruminale de solution ammoniacale (0,15 g $N\text{-}NH_3$/kg poids vif) à partir du 19e jour.

Le graphique 29 montre l'évolution de ce pourcentage durant une période de 20 jours chez un troisième sujet, en dehors de toute stimulation chimique ou mécanique et 10 jours après excitation mécanique.

- Répartition nycthémérale des périodes de rumination : La répartition est très homogène (graphiques 27-28) pour l'ensemble du nycthémère, malgré l'influence inhibitrice à court terme des repas, vraisemblablement par la distension abomasale provoquée.

- Effets de la perfusion de stimuli chimiques (acides gras



Graphique 30 - Electromyogramme global du réseau (1), du sac dorsal (2) et ventral (3) du rumen au cours de la rumination à vide chez un veau de 2 mois. Noter dans chaque cas, l'existence d'une extra-contraction réticulaire suivie de la contraction rumino-réticulaire normale et l'irrégularité de la contraction du sac ventral du rumen absente (cycle de 40 s) ou soutenue (cycle de 46 s).

volatils ou ammoniaque) ou de la stimulation mécanique : La perfusion lente (24 heures) d'acides gras volatils ou d'ammoniaque dans le rumen (en quantités analogues à celles utilisées dans l'étude précédente) inhibe fortement le comportement mérycique durant plusieurs heures, au début des perfusions et totalement après plusieurs jours (graphiques 27 et 28).

La mise en place dans le rumen de 300 à 370 g de copeaux de matière plastique (FUKOREX ND) élève immédiatement le temps de rumination "à vide" à une valeur maximale de 530 mn soit 36,8 p. 100 (graphique 27) ou de 525 mn soit 36,5 p.100 (graphique 29). Le pourcentage de 49,9 p. 100, une valeur supérieure à celle observée dans les conditions naturelles chez le jeune ou même l'adulte, a été obtenu chez l'un des sujets à plusieurs reprises.

- Particularités du cycle mérycique à vide : l'électromyogramme rumino-réticulaire (graphique 30) montre l'existence d'un cycle moteur des préestomacs analogue à celui observé classiquement dans la rumination vraie, en particulier pour le réseau (extra-contraction et contraction biphasique) et le sac dorsal du rumen. L'enregistrement des pressions à l'intérieur du sac dorsal et ventral du rumen montre, par contre, l'existence de fréquentes anomalies. Le graphique 31, choisi à dessein montre sur une courte période de 4 mn (7 cycles), outre l'absence fréquente de contraction du sac ventral du rumen, celle du sac dorsal. L'absence de déglutition à la fin d'un cycle, l'apparition d'une onde-anti-péristaltique en dehors de tout effort de régurgitation, peuvent également être observées (voir page 108).

c) Discussion :

L'existence d'une rumination à vide durant près de 30 p. 100 du nycthémère chez des veaux en régime lacté exclusif par fistule abomasale, implique, en dehors de toute stimulation périphérique, une forte motivation. L'ingestion par lichomanie de poils en quantité suffisante pour exercer une stimulation mécanique et la non étanchéité éventuelle de la fermeture rumino-réticulaire représentent des causes d'erreurs possibles. Elles ne paraissent pas suffisantes toutefois pour expliquer un comportement aussi manifeste chez un sujet privé d'aliments solides et nourri par voie gastrique durant plus d'un mois. L'observation des sujets durant une période de rumination à vide montre, du reste, au boutde 8 à 10 cycles, une forte exacerbation des signes extérieurs de régurgitation. De telles données sont en accord avec le caractère comportemental de la rumination qui persiste "à vide" chez l'adulte pour un régime finement divisé (RUCKEBUSCH et MARQUET, 1963), ou qui apparaît d'une façon analogue chez l'agneau après ablation du rumen (RUCKEBUSCH et MARQUET, 1965). La description récente de l'existence d'une mastication mérycique chez l'agneau après anastomose oesophago-abomasale (STEWART et coll. 1966), celle de la régurgitation salivaire moins de 15 jours après ruminectomie totale chez deux veaux à

l'âge de 5 jours soulignent l'importance des déviations comportementales susceptibles d'être mises en jeu pour satisfaire le "besoin de ruminer". La rumination existe donc très tôt chez le jeune ruminant. Des anomalies ont été enregistrées dans les phénomènes moteurs qui expliquent, en partie, les difficultés et les contradictions dans les observations que nous avons évoquées. Ces irrégularités de la motricité ruminale avaient déjà été signalées par DZIUK (1955) et peuvent rendre compte du non développement de la musculeuse du rumen en régime lacté. On est en droit de supposer que cette motricité anormale, ne représente pas un stimulus suffisant pour entraîner un développement musculaire normal et nous retrouvons ici la notion de seuil que nous avons précédemment mise en évidence. Il ne suffit donc pas de stimuler la motricité du rumen pour développer sa musculeuse, encore faut-il que l'intensité des contractions atteigne une certaine valeur que des études de pression endocavitaires devraient permettre de préciser.

L'inhibition de la rumination et de la motricité du rumen par les perfusions d'acides gras volatils ou de solutions ammoniacales démontre la réalité de la dissociation des stimuli chimiques et physiques réalisée dans l'expérience précédente. Ceci nous autorise à conclure à l'indépendance du développement de la muqueuse et de la musculeuse du rumen.

Quant à l'influence, de sens opposé, de la perfusion d'acides gras volatils et de la stimulation mécanique, il paraît prématuré d'y reconnaître un aspect des mécanismes de régulation mis en jeu dans les conditions naturelles.

B - Evolution histologique de la paroi ruminale chez le veau.

Nous avons précédemment utilisé un certain nombre de techniques pour juger du développement du rumen : poids de l'organe, rapport entre la musculeuse et la muqueuse, dénombrement papillaire, motricité gastrique . Ce sont celles utilisées par la plupart des chercheurs intéressés par ce problème. Très peu d'études, par contre, n'ont fait le rapprochement entre le développement anatomique et histologique du rumen. Seules quelques unes ont souligné la correspondance entre le développement foetal et post natal du rumen du veau en régime lacté et une évolution histologique marquée (WARDROP 1961), entre certaines caractéristiques du régime (régimes à base de fourrages ou à base de concentrés) et la structure histologique de l'épithélium ruminal (THOMPSON et coll. 1958, WARDROP 1961, TAMATE et coll. 1962).

Devant ce manque de données et afin de préciser les mécanismes du développement du rumen, nous avons recherché quelles étaient les modifications histologiques induites par les différents traitements (acides gras volatils, ammoniaque, plastique)

ou régimes (foin, ensilage naturel, ensilage préfané) dont nous avons, au cours des études précédentes, analysé les effets sur le développement anatomique du rumen.

1) Technique histologique :

Quelques cm2 de la paroi de l'atrium, du sac dorsal, du sac ventral, sont prélevés après abattage, fixés dans le liquide de BOUIN-Hollande. Les coupes sont colorées par l'hématéine-éosine. Ces coupes montées entre lame et lamelle sont conservées afin d'un examen au microscope. Cette technique, à quelques variantes de coloration près, est celle utilisée le plus couramment pour l'étude histologique de la paroi du rumen (WARDROP 1961, SINCLAIR et coll. 1959, TAMATE et coll. 1962).

2) Influence du régime et effet des stimuli chimiques et physiques :

a) Régime lacté exclusif (photo 26) :

Les animaux ont été abattus à 3 semaines. Les papilles sont peu développées mais les différentes assises cellulaires de la muqueuse adulte peuvent être observées : une assise basale de cellules cylindriques à grand axe perpendiculaire à celui de la papille, une stratum spinosum, une stratum granulosum de cellules aplaties, une stratum corneum constituée d'une assise de 2 à 3 couches de cellules kératinisées et aplaties.

b) Régime à base d'aliments solides :

Il s'agit d'animaux abattus à 5, 8 et 14 semaines et ayant reçu un régime de sevrage,avec, comme seul fourrage, soit du foin, soit de l'ensilage naturel, soit de l'ensilage préfané. Par rapport aux animaux précédents, les papilles sont plus développées en taille et leur structure histologique révèle une évolution plus poussée. L'assise basale est contournée formant des travées perpendiculaires à l'axe de la papille ; les "corps papillaires". La stratum granulosum a une épaisseur accrue, les cellules les plus externes de cette assise étant par endroits gonflées, renflées. La stratum corneum est très développée et ce? d'autant plus que l'animal est âgé, les assises superficielles étant constituées de cellules desquamantes. Des différences nettes entre régimes sont relevées : stratum spinosum plus développée avec foin par rapport à l'ensilage, stratum granulosum et corneum plus développées avec ensilage, corps papillaires plus nombreux et plus larges avec ensilage (photos nos 27, 28,29)

c) Régime témoin lait par fistule abomasale et infusion de salive artificielle :

Les papilles des muqueuses de ces animaux sont très peu développées. Leur structure révèle une régression d'autant plus

COUPES HISTOLOGIQUES DE L'ATRIUM DU RUMEN			
Photo n° 26	Photo n° 27	Photo n° 28	Photo n° 29
Lot témoin	Lot foin	Lot direct	Lot préfané

COUPES HISTOLOGIQUES DE L'ATRIUM DU RUMEN			
Photo n° 30	Photo n° 31	Photo n° 32	Photo n° 33
Témoin	Plastique	A.G.V.	A.G.V. + Plastique

COUPES HISTOLOGIQUES DE LA PAROI DU RUMEN (ATRIUM)	
Photo n° 34	Photo n° 35
Témoin	Ammoniaque

Grossissement 35 :

Photo n° 26 : Veau abattu à 3 semaines (Régime lacté exclusif)

Photos n°s 27-28-29 : Veaux abattus à 8 semaines (régimes à base d'aliments solides = concentré + fourrage (foin ou ensilage direct ou ensilage préfané)

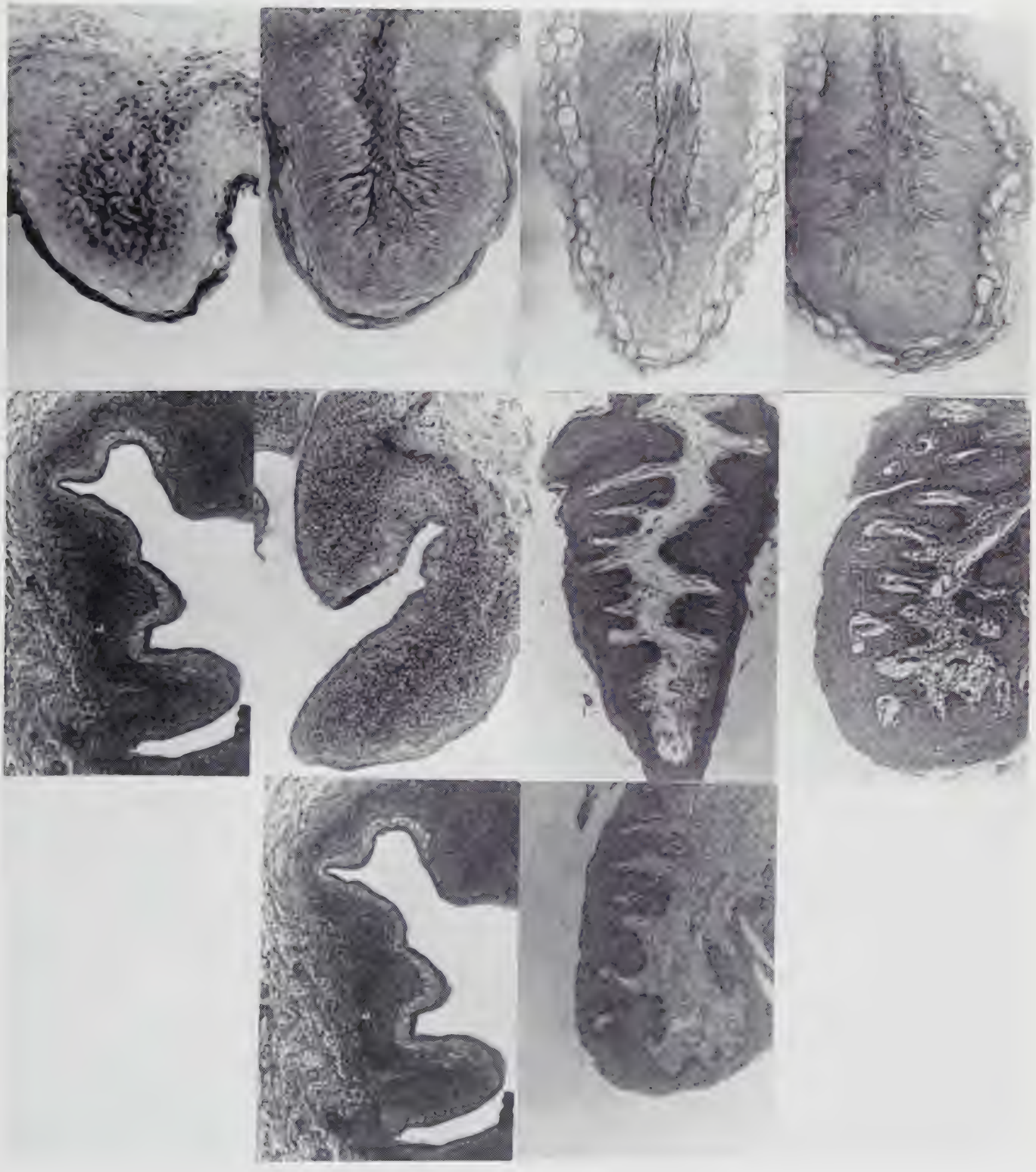
Grossissement 60 :

Photo n° 30 : Veau abattu après 112 jours d'infusion intraruminale de salive artificielle

Photo n° 31 : Veau abattu après 89 jours d'expérience plastique

Photo n° 32 : Veau abattu après infusion intraruminale de 4985 g d'A.G.V.

Photo n° 33 : Veau abattu après infusion intraruminale de 2600 g d'A.G.V. et 33 jours de présence de plastique dans son rumen



nette que les animaux sont âgés, par rapport à celle observée chez des animaux en régime lacté à 3 semaines : les "corps papillaires" sont inexistants, les cellules sont très peu différenciées, la stratum corneum et granulosum ne se distinguent plus nettement de la stratum spinosum, dont les noyaux petits sont très fortement colorés (photo nº 30).

d) Effet des stimuli chimiques ou physiques (photos nºs 31, 32, 33, 35) :

- la présence de plastique conduit à une structure histologique très comparable à celle des muqueuses des veaux témoins recevant une infusion de salive artificielle (inexistence des "corps papillaires", assises cellulaires peu différenciées).

- les influsions d'acides gras volatils ou d'ammoniaque entraînent un développement histologique des papilles très important :

- formation de corps papillaires très développés, surtout vers l'extrémité des papilles,
- apparition d'une stratum granulosum bien définie avec, dans les assises les plus externes, des cellules vésiculées.
- développement de la stratum corneum formée de plusieurs assises de cellules aplaties à la base, plus gonflées à l'extérieur et parfois desquamantes.

3) Conclusions :

La nature du régime a une action marquée sur le développement et la structure histologique des papilles du rumen. En accord avec certains auteurs (THOMPSON, 1958), nous observons une augmentation de l'épaisseur de la stratum corneum avec des régimes solides. Pour d'autres, c'est l'évolution inverse qui est observée (WARDROP, 1961). Ces contradictions apparentes peuvent être attribuées à des différences dans les régimes alimentaires. Nous avons utilisé un fourrage de luzerne pauvre en silice, ayant donc un faible pouvoir abrasif et n'entraînant qu'une usure limitée de la stratum corneum dont l'épaisseur peut ainsi être importante.

Nous avons enregistré (photos 27-28-29) des différences importantes entre régimes foin et ensilage dans le développement de la stratum corneum qui traduisent une structure histologique plus évoluée avec l'ensilage : nombreuses couches de cellules vésiculées, gonflées, desquamantes pour les plus superficielles. Ceci est en accord parfait avec nos résultats sur la stimulation du développement anatomique dûe à l'ensilage et suppose que développement anatomique et histologique vont de pair.

L'action des infusions intraruminales d'acides gras vola-

tils ou d'ammoniaque sur ces deux développements en est une preuve supplémentaire. Sous l'action de ces stimuli, la structure histologique de la muqueuse suit une évolution analogue à celle provoquée par ingestion d'aliments solides. Le développement considérable des corps papillaires en est l'élément le plus marquant.

Les travaux de DOBSON et coll. (1956) et de HENRIKSON et HABEL (1961) leur attribuant un rôle important dans la capacité d'absorption du rumen du ruminant adulte, il importait de savoir si les stimuli chimiques de leur formation ont le même effet sur la capacité d'absorption de l'organe, c'est-à-dire, s'il existe une relation entre les développements anatomiques, histologiques et physiologiques de la muqueuse ruminale.

C - Le développement physiologique du rumen.

Le rumen du veau est l'organe digestif qui subit les modifications les plus profondes du fait du passage de l'état monogastrique à la naissance à celui de polygastrique adulte. Son développement physiologique doit être étroitement lié au développement anatomique et histologique, mais les mécanismes (stimuli chimiques et physiques) en cause sont-ils les mêmes ? Comme critère de développement physiologique, nous avons choisi une des fonctions essentielles du rumen : sa capacité d'absorption. Nous avons précédemment fait le point sur l'état actuel de nos connaissances de l'absorption de ces produits terminaux de la digestion microbienne (BARCROFT et coll., 1944, DANIELLI et coll., 1945, PFANDER et PHILLIPSON 1953, LEWIS, 1957, HOGAN, 1961, YOSHIDA, 1963, BLOOMFIELD, 1963). Beaucoup plus rares (FLATT et coll., 1956, CONRAD et coll., 1958, SUTTON et coll., 1963a) sont les travaux sur la capacité d'absorption du rumen des jeunes ruminants. Aucune étude n'a apporté la preuve directe de la liaison développement structural, développement physiologique. C'est dans ce contexte que nous avons mesuré, sur des veaux la capacité d'absorption de leur rumen ; le développement de cet organe étant stimulé directement, soit par des infusions d'acides gras volatils ou d'ammoniaque, soit par la présence de frisure de plastique.

1) Techniques expérimentales :

a) Animaux et déroulement de l'étude :

Nous avons utilisé 6 veaux mâles, répartis en 4 lots, alimentés exclusivement au lait par fistule abomasale et porteurs d'une canule du rumen. Les animaux ont été opérés à un poids compris entre 60 et 70 kg. Pendant la période précédant l'opération, ils ont reçu une alimentation lactée.

Le poids des animaux et leur répartition figurent dans le tableau 57.

TABLEAU 57.- Animaux et traitements expérimentaux.

Nº du veau	Poids début expérience (kg)	Traitement *
1	101,8	Infusion intraruminale d'acides gras volatils
6	90,4	
2	110,8	Infusion intraruminale d'une solution ammoniacale
5	91,8	
12	70	Plastique introduit dans le rumen chaque jour
13	58	Témoin : infusion intraruminale de salive artificielle.

* Ce sont ceux appliqués strictement dans les mêmes conditions que dans les études précédentes.

Nous avons mesuré sur chaque veau, une fois par mois, la capacité d'absorption du rumen vis à vis d'une part d'une solution test d'acides gras volatils et d'autre part d'une solution test ammoniacale, conformément au schéma suivant :

Chronologie	nº des animaux	Nature du traitement*	Nature de la solution test
1ère semaine A	1 - 6	A.G.V.	A.G.V.
	1 - 6	A.G.V.	NH_3
2e semaine B	2 - 5	NH_3	A.G.V.
	2 - 5	NH_3	NH_3
3e semaine C	12	Plastique	A.G.V.
	12	Plastique	NH_3
4e semaine D	13	Témoin	A.G.V.
	13	Témoin	NH_3

* Il s'agit du stimulus que reçoivent en permanence les sujets

expérimentaux.
L'expérience a porté sur 4 périodes de 1 mois sauf pour les veaux 2 et 5 morts après la 3e série de mesures. Grâce à ce planning, l'absorption de la solution d'acides gras volatils ou de la solution ammoniacale est mesurée sur tous les animaux, c'est-à-dire quel que soit le stimulus chimique ou mécanique du développement anatomo-histologique de leur rumen.

b) Technique de mesure de la capacité d'absorption :

- Les solutions tests :

Avant l'étude d'absorption, qui se déroule sur des animaux à jeun, le rumen est vidé et lavé avec une solution physiologique. L'accès du rumen est possible grâce à la canule posée sur le sac dorsal. Les solutions test (AGV ou NH_3) introduites dans le rumen vidé et lavé sont dérivées des liquides de Krebs-Ringer les acides gras volatils ou l'ammoniaque se substituant au chlorure de sodium (tableau 58).

TABLEAU 58.- Composition des solutions test introduites dans le rumen.

Solution test d'acides gras volatils		Solution test ammoniacale	
Composition	Molarité	Composition	Molarité
Acides gras volatils pH 6,6 (1)	0,127	NH_3 pH 7,5 (2)	0,127
K Cl	0,005	K Cl	0,005
$CaCl_2$	0,003	$CaCl_2$	0,003
KH_2PO_4	0,001	KH_2PO_4	0,001
Mg SO_4 7 H 20	0,001	Mg SO_4, 7 H 20	0,001
Tampon phosphate pH 6,6	0,010	Tampon phosphate pH 7,5	0,010
P.E.G. (3)	600 mg	P.E.G.	600 mg

(1) Mélange de 60 % acide acétique, 30 % acide propionique, 10 % acide butyrique
(2) Solution ammoniacale à pH 7,5 de $ClNH_4$ - NH_4OH
(3) P.E.G. : Polyéthylène glycol.

Une diminution de la concentration en acides gras volatils ou en ammoniaque peut être due à l'absorption ou à une dilution du contenu du rumen, ou au transit. De ce fait, nous avons introduit dans la solution test un marqueur, le polyéthylène glycol. Cette substance de référence est soluble dans l'eau et non toxique. Elle n'est ni détruite, ni absorbée dans le tube digestif (HYDEN 1955) et sa détermination analytique est simple.

- Mesure des quantités d'acides gras volatils ou d'ammoniaque absorbées à travers la paroi du rumen :

Le rumen étant vidé et lavé, la solution test contenant la substance dont nous mesurons l'absorption (l'ammoniaque, par exemple) et le marqueur est alors introduite (SPERBER et coll. 1953, 1956).

La variation de quantité de PEG dans le rumen est égale à :

$$d(CV) = -CdF = -Cudt \quad (1)$$

si C et V sont les concentrations de PEG et le volume du liquide de rumen à tout instant, F le flux total et u la vitesse de passage de ce flux. Dans nos conditions expérimentales, la concentration en fonction du temps suit l'équation générale $Ct = Coe^{-kt}$ (2). Mais nos expériences sont de courte durée et le volume du liquide du rumen ne peut être considéré comme constant. Nous ferons uniquement l'hypothèse admise par HYDEN (1961) que le flux est constant pour une expérience de courte durée de 0 à t. Si les quantités initiales et finales de PEG sont Co Vo et Ct Vt, la quantité de marqueur qui quitte le système pendant l'expérience est :

$$z = CoVo - CtVt \quad (3)$$

Or l'équation (1) peut s'écrire

$$\int_o^t d(CV) = -u \int_o^t Cdt$$

et donc

$$z = u \int_o^t Cdt \quad \text{soit } u = \frac{z}{\int_o^t Cdt} = \frac{z}{C_M t} \quad (4)$$

où C_M est la concentration moyenne de PEG dans le liquide du rumen, le flux total est $F = ut = \frac{z}{C_M}$ (5)

Cette formule est applicable à toute forme de courbe de concentration. Or, d'après l'équation (2)

$$Ct = Co\ e^{-kt}$$

par définition : $C_M = \frac{1}{t} \int_o^t Cdt$

soit $C_M = \frac{1}{t}\ Co \int_o^t e^{-kt}\, dt = \frac{1}{kt}\ Co\ (1 - e^{-kt})$ (6)

or d'après l'équation (2) $\text{Log } Ct = \text{Log } Co - kt$ soit $kt = \text{Log } \frac{Co}{Ct}$

l'équation (6) peut dont s'écrire :

$$C_M = \frac{Co\ (1 - \frac{Ct}{Co})}{\text{Log } \frac{Co}{Ct}} = \frac{Co - Ct}{\text{Log } \frac{Co}{Ct}}$$

Finalement, l'équation (5) s'écrit :

$$F = z\ \frac{2{,}3\ \log\ (Co\ /\ Ct)}{Co - Ct} \quad (7)$$

Or, la quantité d'ammoniaque qui a quitté le système z' est égale à la somme de la quantité d'ammoniaque qui a quitté le système par le flux z" et de celle qui a été absorbée (A) (l'ammoniaque est pris comme exemple mais les processus sont strictement identiques pour les différents acides gras volatils).

Par définition = z' = C'oVo - C'tVt, si C'o et C't sont les concentrations initiales et finales d'ammoniaque dans le liquide ruminal.

Si C'_M est la concentration moyenne d'ammoniaque pendant l'expérience, la quantité z" d'ammoniaque qui a quitté le système par le flux est $F\ C'_M$

et par définition $C'_M = \frac{1}{t} \int_o^t C'dt$

Or, une analyse statistique des résultats d'absorption que nous avons obtenus a permis d'établir que la décroissance de la concentration en ammoniaque suit une courbe exponentielle.
De ce fait, $C't = C'oe^{-kt}$. Un calcul analogue au précédent conduit à l'équation

$$C'_M = \frac{C'o - C't}{\text{Log } \frac{C'o}{c't}} = \frac{C'o - C't}{2{,}3 \log C'o/C't}$$

La quantité A absorbée est égale à z' - z"
soit $A := (C'o\ Vo - C't\ Vt) - F\ C'_M$

$$\text{d'où } A = (C'o\ Vo - C't\ Vt) - z\frac{(2{,}3 \log (Co/Ct)}{(Co - Ct)} \quad \frac{(C'o - C't)}{(2{,}3 \log C'o/C't)}$$

soit, d'après l'équation (3)

$$A = (C'oVo - C'tVt) - (CoVo - CtVt) \frac{(C'o-C't)}{(Co - Ct)} \quad \frac{(\log Co/Ct)}{(\log C'o/C't)}$$

Le calcul des quantités absorbées pendant une période t nécessite donc la connaissance des concentrations initiales et finales du marqueur (Co, Ct), de celles de la substance dont on mesure l'absorption (C'o, C't), du volume initial et final du contenu du rumen Vo et Vt.

Le mélange du marqueur ou de la substance étudiée au reste du liquide n'étant pas instantané, les concentrations ne peuvent être mesurées directement. Nous les avons déterminées par extrapolation des courbes de concentration (PEG, acides gras volatils ou ammoniaque) dans le liquide réticulo-ruminal, en fonction du temps : ces courbes étant des exponentielles, le logarithme de la concentration (y) en fonction du temps (x) est une droite de pente.

$$\frac{\Sigma_i yi\ (xi-\bar{x})}{\Sigma_i\ (xi-\bar{x})^2} = \frac{\Sigma xiyi - N\bar{x}\bar{y}}{\Sigma_i xi^{(2)} - N\bar{x}^2}$$

xi et yi étant déterminées expérimentalement. Les concentrations initiales et finales sont alors obtenues par le calcul pour xi = o et xi = t.

Le volume initial Vo du liquide dans le réticulo-rumen est calculé à partir de l'augmentation de la concentration du PEG après l'introduction de PEG contenu dans la solution test $Vo = \frac{P}{Co}$ où P est la quantité de PEG ajouté, Co étant la concentration initiale de PEG immédiatement après son introduction. Ayant également à déterminer ce volume à,l'instant t de l'étude d'absorption, nous avons introduit à cet instant une seconde dose (1,5 g) de polyéthylène glycol. Suivant l'évolution de la concentration du PEG à partir de cette seconde addition de PEG, nous pouvons par un calcul analogue en déduire

$Vt = \frac{P}{C"t - Ct}$, C"t et Ct étant les concentrations immédiatement

avant et après l'addition de la seconde dose de PEG.

Dans nos conditions expérimentales, le rumen étant préalablement vidé et une solution homogène contenant le PEG et la substance étudiée étant introduite directement dans le rumen, le mélange du PEG est rapide. De ce fait, nous avons adopté le planning de prélèvement suivant :

- to = Introduction de la solution test, pas de prélèvement
- t + 30 minutes = prélèvement P1 (dosage PEG + substance étudiée)
- t + 60 " = " P2 " " " "
- t + 90 " = " P3 " " " "
- t + 120 " = " P4 " " " "
- t + 150 " = " P5 + introduction 1,5 g P.E.G.
- t + 180 " = " P6 (dosage PEG + substance étudiée
- t + 210 " = " P7 " " " "
- t + 240 " = " P8 " " " "
- t + 270 " = " P9 " " " "
- t + 300 " = " P10 " " " "

L'absorption étant pratiquement terminée après une période de 150 minutes (SUTTON et coll. 1962), c'est cette durée que nous avons retenue pour mesurer la capacité d'absorption du rumen vis à vis des acides volatils ou de l'ammoniac. Nous avons par ailleurs, poursuivi au-delà l'étude de l'évolution des concentrations des substances étudiées. La solution test a été introduite dans le rumen à raison de 20 ml/kg de poids vif, ceci afin de disposer d'une quantité suffisante de solution pour que les prélèvements de quelques cm3 effectués puissent être négligés dans les calculs. Afin de minimiser cette erreur, à la fin de chaque prélèvement, nous avons réintroduit dans le rumen une quantité équivalente de solution de Krebs-Ringer dans laquelle le chlorure de sodium remplaçait soit les acides gras volatils, soit l'ammoniaque.

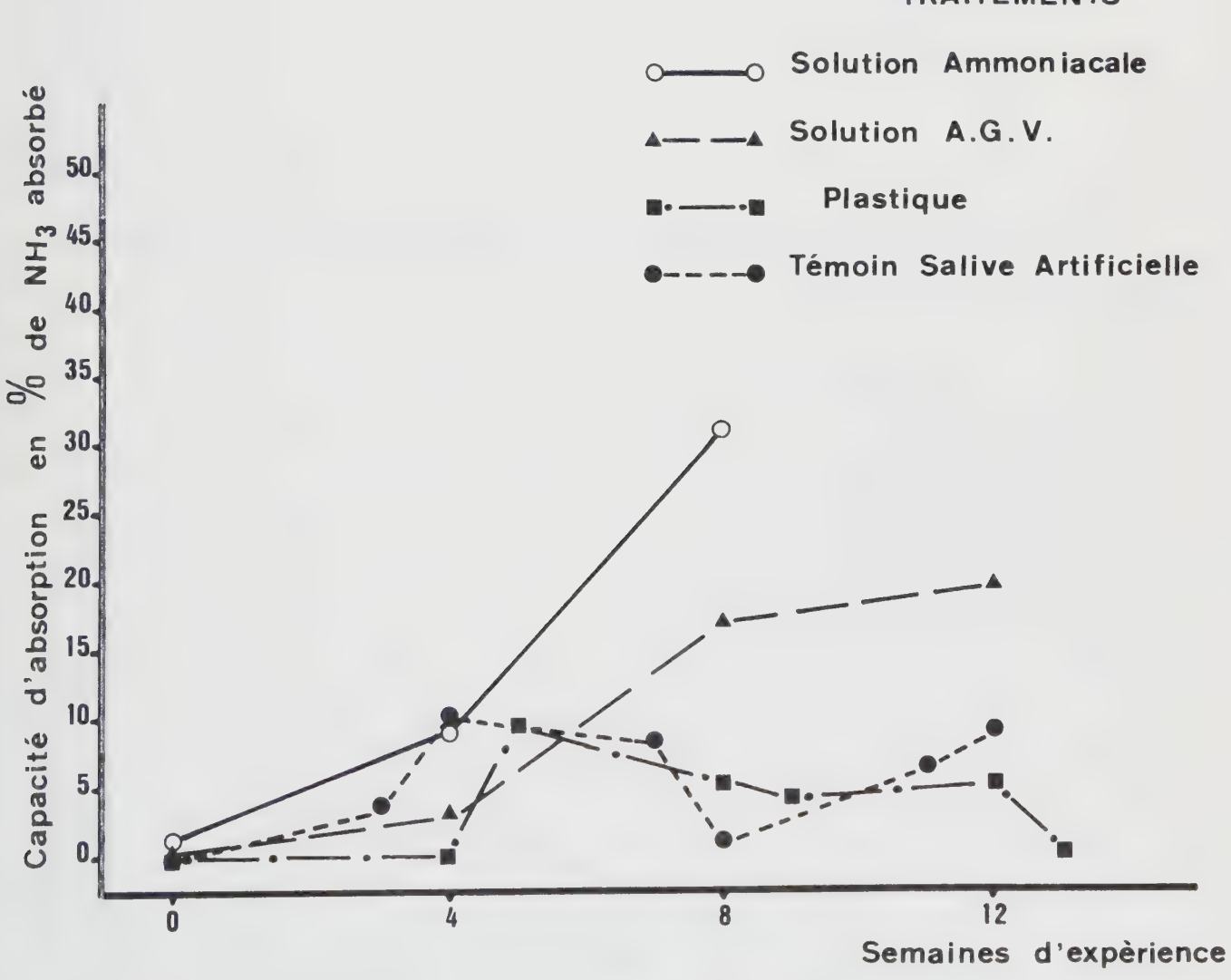
2) Stimulation physico-chimique et évolution de la capacité d'absorption du rumen :

En fonction des différents traitements affectés à chaque animal, la capacité d'absorption de leur rumen, exprimée en pourcentage de la substance étudiée (acides gras volatils, ammoniaque) absorbée pendant 150 minutes, est reportée dans les graphiques 32, 33, 34, 35.

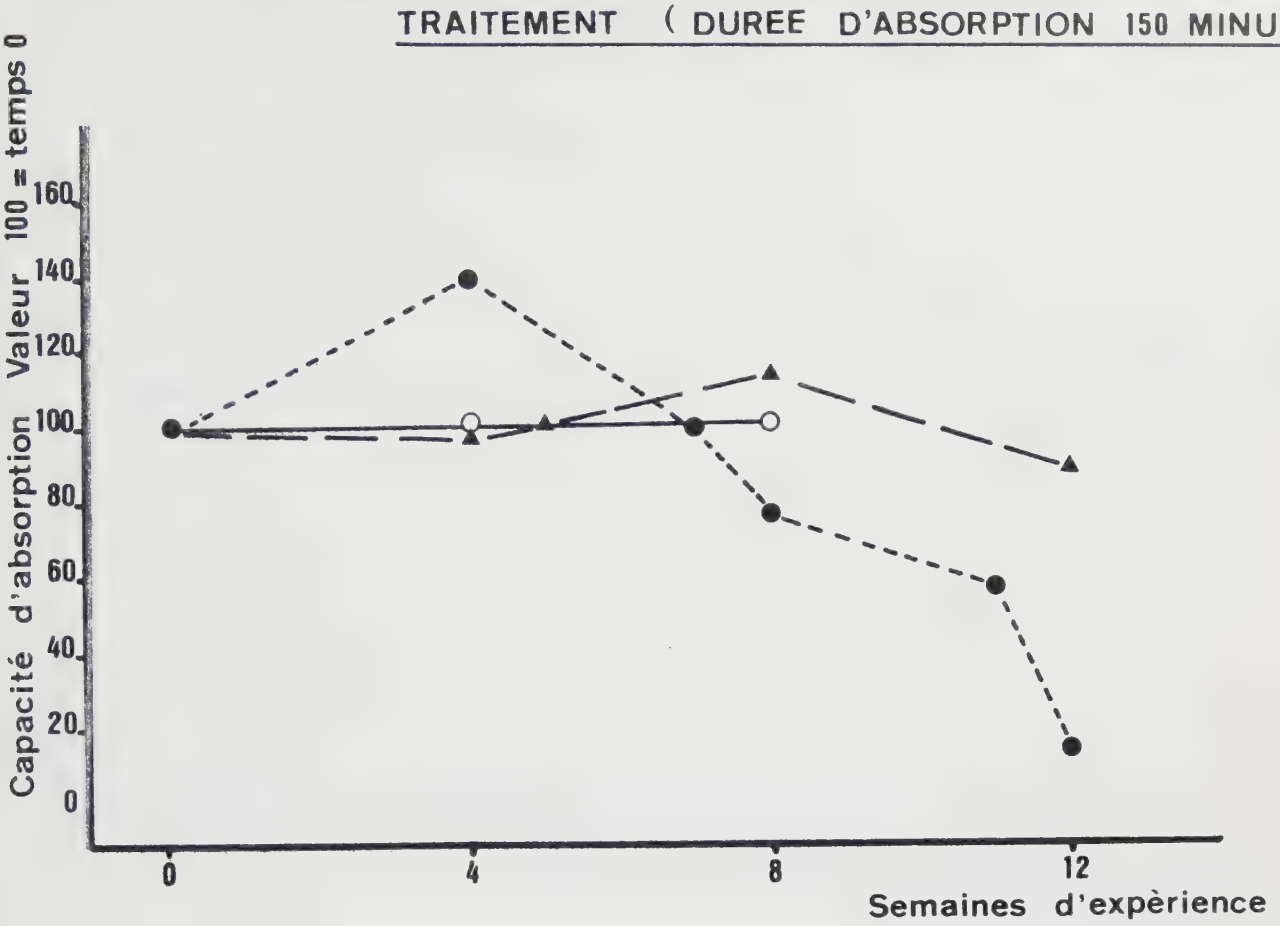
- Evolution de la capacité d'absorption du rumen vis à vis d'une solution ammoniacale (graphique 32) :

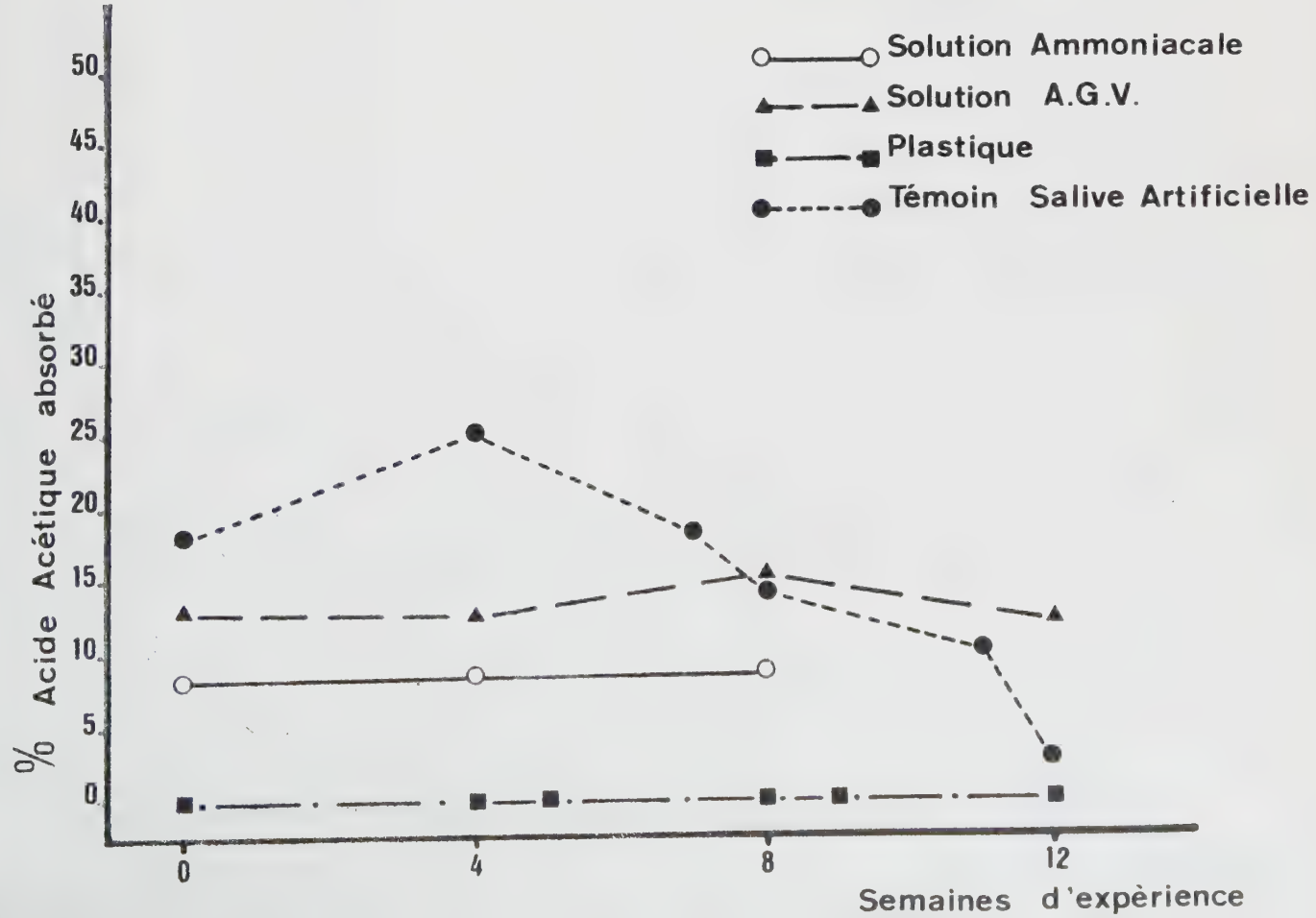
Les rumens des animaux ayant reçu une infusion intraruminale lente d'ammoniaque ou d'acides gras volatils ont une capacité d'absorption vis à vis de NH_3 qui augmente avec l'âge, alors

GRAPHIQUE 32 CAPACITE D'ABSORPTION DU RUMEN VIS A VIS D'UNE SOLUTION AMMONIACALE ET EN FONCTION DU TRAITEMENT (DUREE D'ABSORPTION 150 MINUTES)

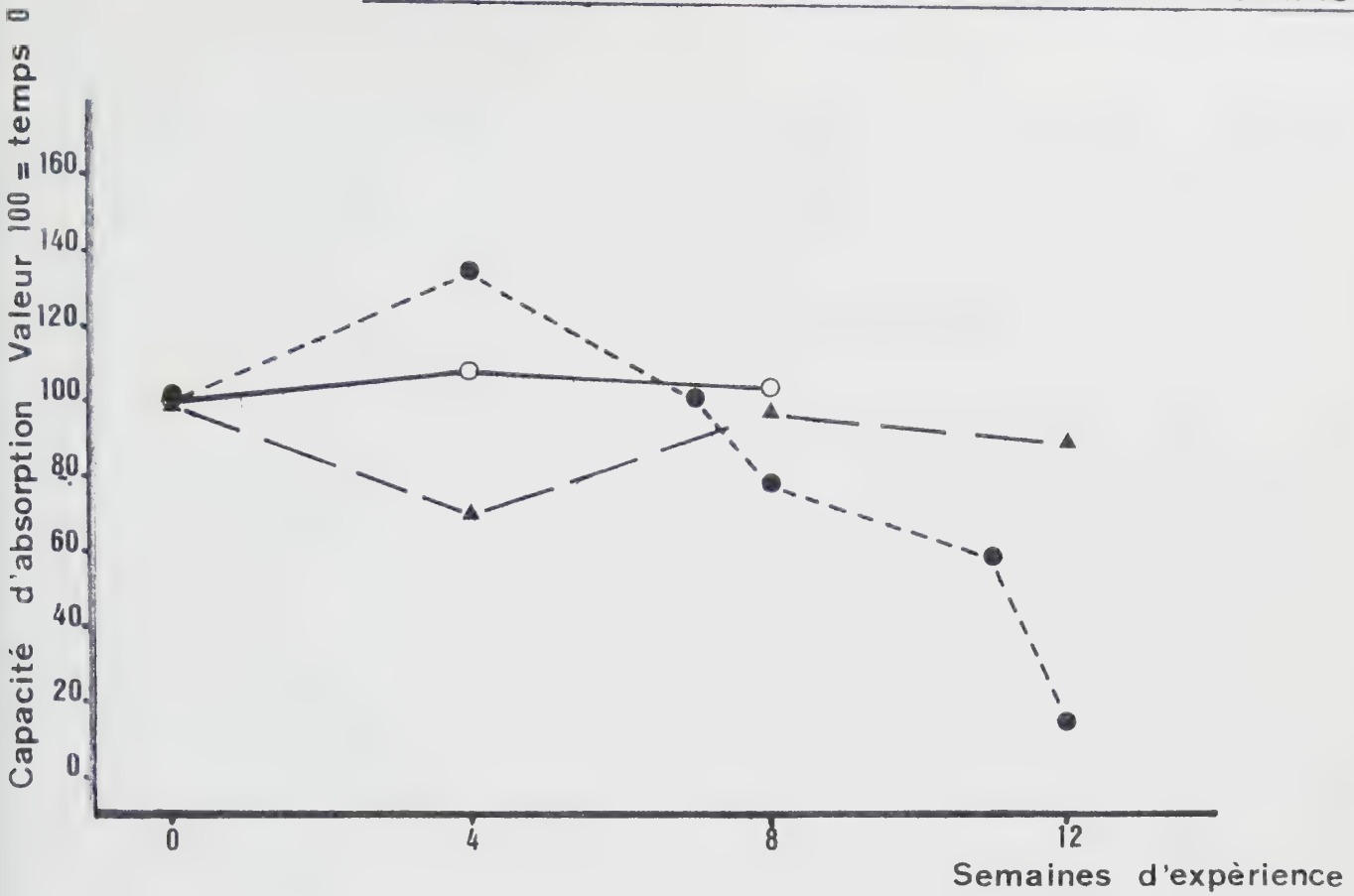


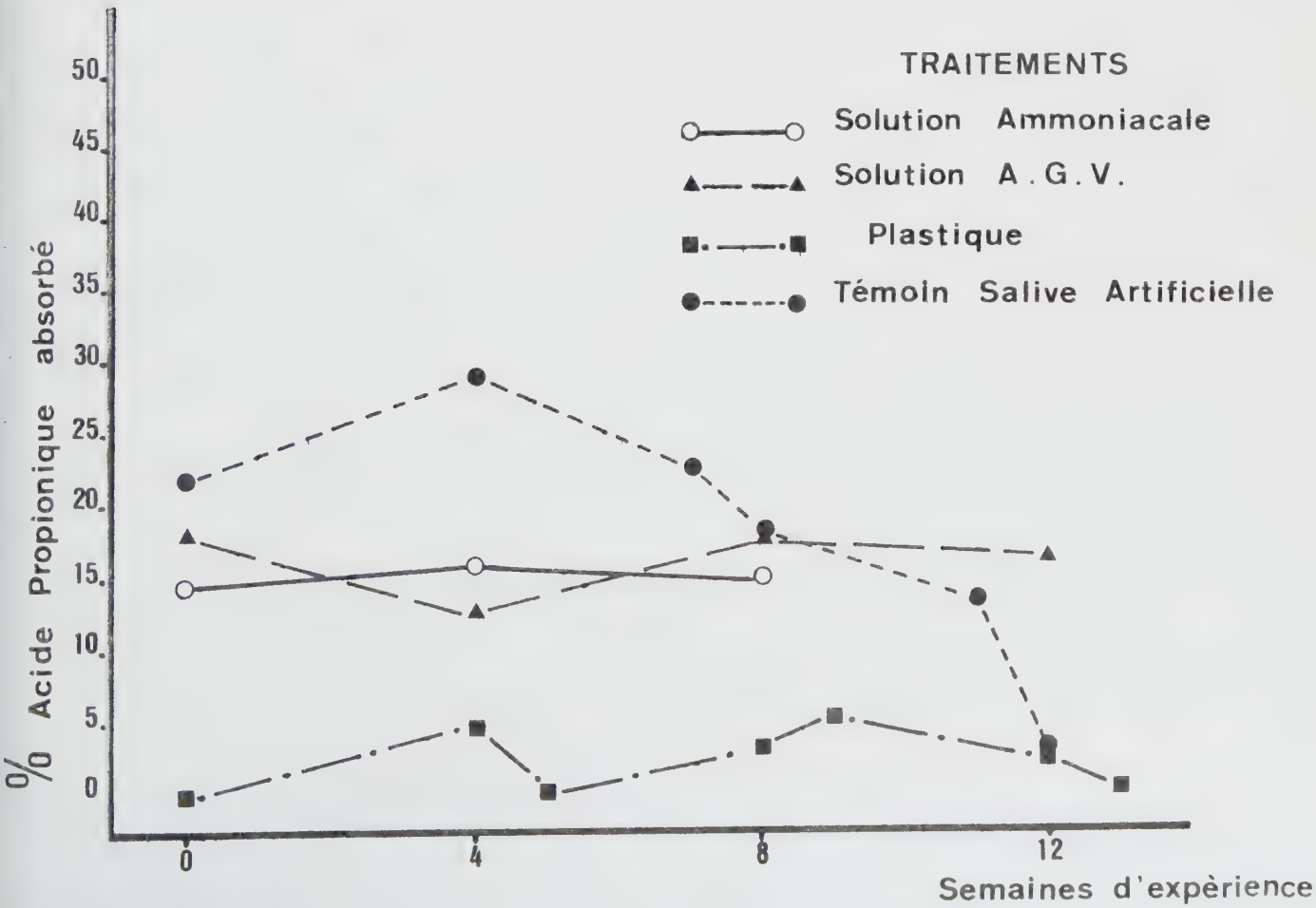
GRAPHIQUE 33 CAPACITE D'ABSORPTION DU RUMEN VIS A VIS D'UNE SOLUTION D'ACIDE ACETIQUE ET EN FONCTION DU TRAITEMENT (DUREE D'ABSORPTION 150 MINUTES)





GRAPHIQUE 34 CAPACITE D'ABSORPTION DU RUMEN VIS A VIS D'UNE SOLUTION D'ACIDE PROPIONIQUE ET EN FONCTION DU TRAITEMENT (DUREE D'ABSORPTION 150 MINUTES)





que, pour ceux des sujets recevant soit de la salive artificielle, soit du plastique, la capacité d'absorption n'évolue que très peu. Ce sont les rumens dont le développement histo-anatomique est stimulé par une solution ammoniacale, qui sont les plus aptes à absorber NH_3.

- Evolution de la capacité d'absorption du rumen vis à vis d'une solution d'acide acétique ou d'acide propionique (graphiques 33 et 34) :

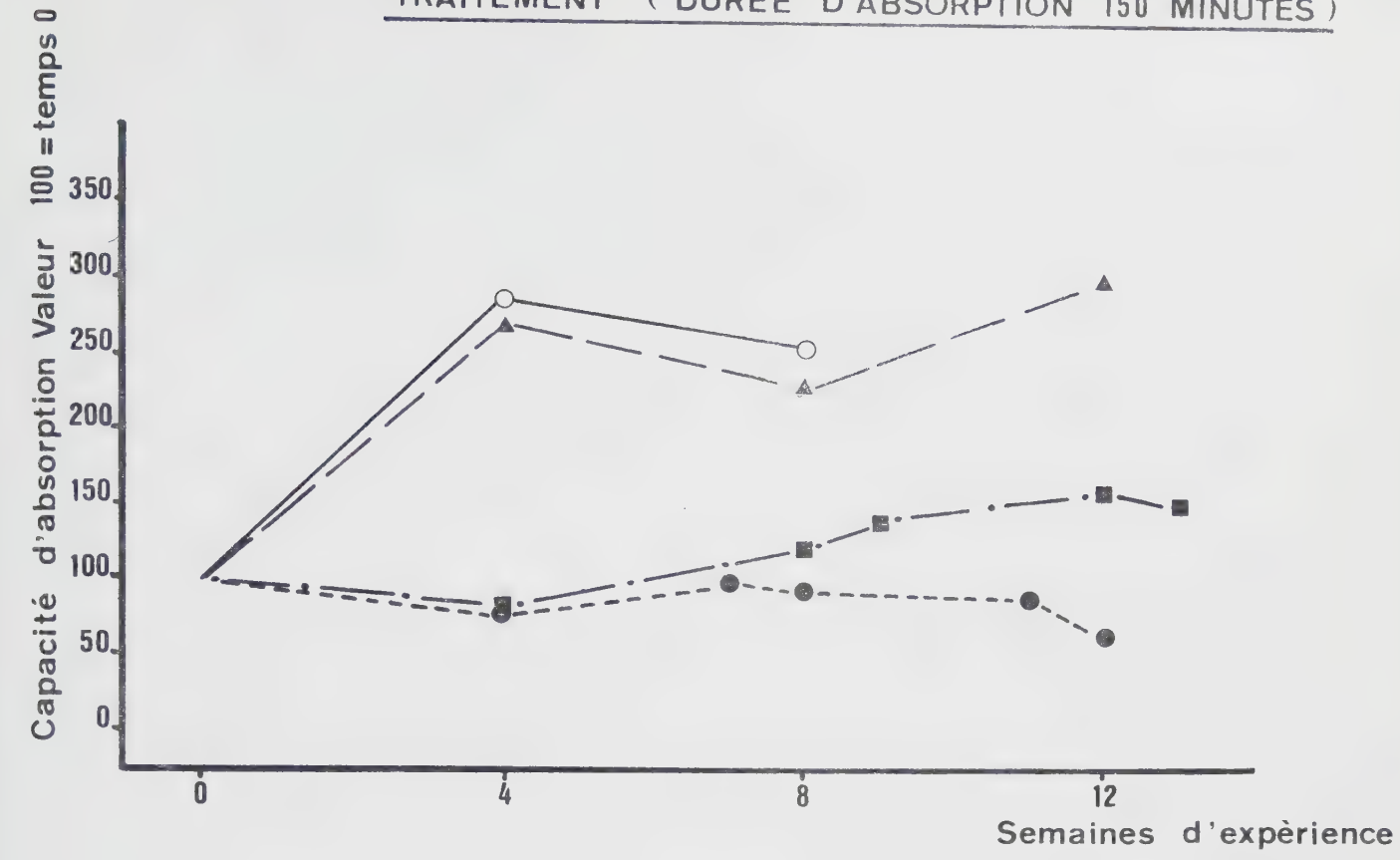
Nous constatons que la capacité d'absorption en début d'expérience est très variable selon les animaux et, de ce fait, selon les traitements sans que ceux-ci évidemment soient en cause puisqu'au temps o, ils n'ont pas encore été appliqués. Cette diversité au temps o peut s'expliquer par le fait que nous avons reçu les animaux à des âges variables et, pour certains, supérieur à 4 semaines. Nous n'avions pu contrôler leur alimentation pendant cette phase préopératoire et il est vraisemblable qu'une ingestion de litière (paille) soit à l'origine d'un début de développement du rumen responsable des capacités d'absorption relativement importantes au temps o pour certains. Un argument en faveur de cette hypothèse est la diminution de la capacité d'absorption du veau témoin en fonction du temps. On sait, en effet, qu'un régime lacté prolongé entraîne une certaine régression de la muqueuse du rumen (TAMATE et coll., 1962) allant donc de pair dans ce cas avec une baisse de la capacité d'absorption. Pour pallier cet inconvénient, nous avons calculé la capacité d'absorption par rapport à la valeur de départ en début d'expérience. Nous avons attribué 100 à cette valeur. On remarque alors (graphiques 33 et 34) que si la capacité d'absorption du rumen de l'animal témoin diminue nettement, le développement anatomique de la muqueuse du rumen (traitements AGV et NH_3) ne s'accompagne, en valeur relative, d'aucune modification des capacités d'absorption de cet organe, vis à vis de l'acide acétique ou de l'acide propionique. Ce développement histo-anatomique a donc eu pour effet de compenser la baisse d'absorption que l'on observe par rapport au témoin négatif. En ce qui concerne les rumens de veaux plastiques, l'absorption est nulle dès le départ et se maintient à cette valeur.

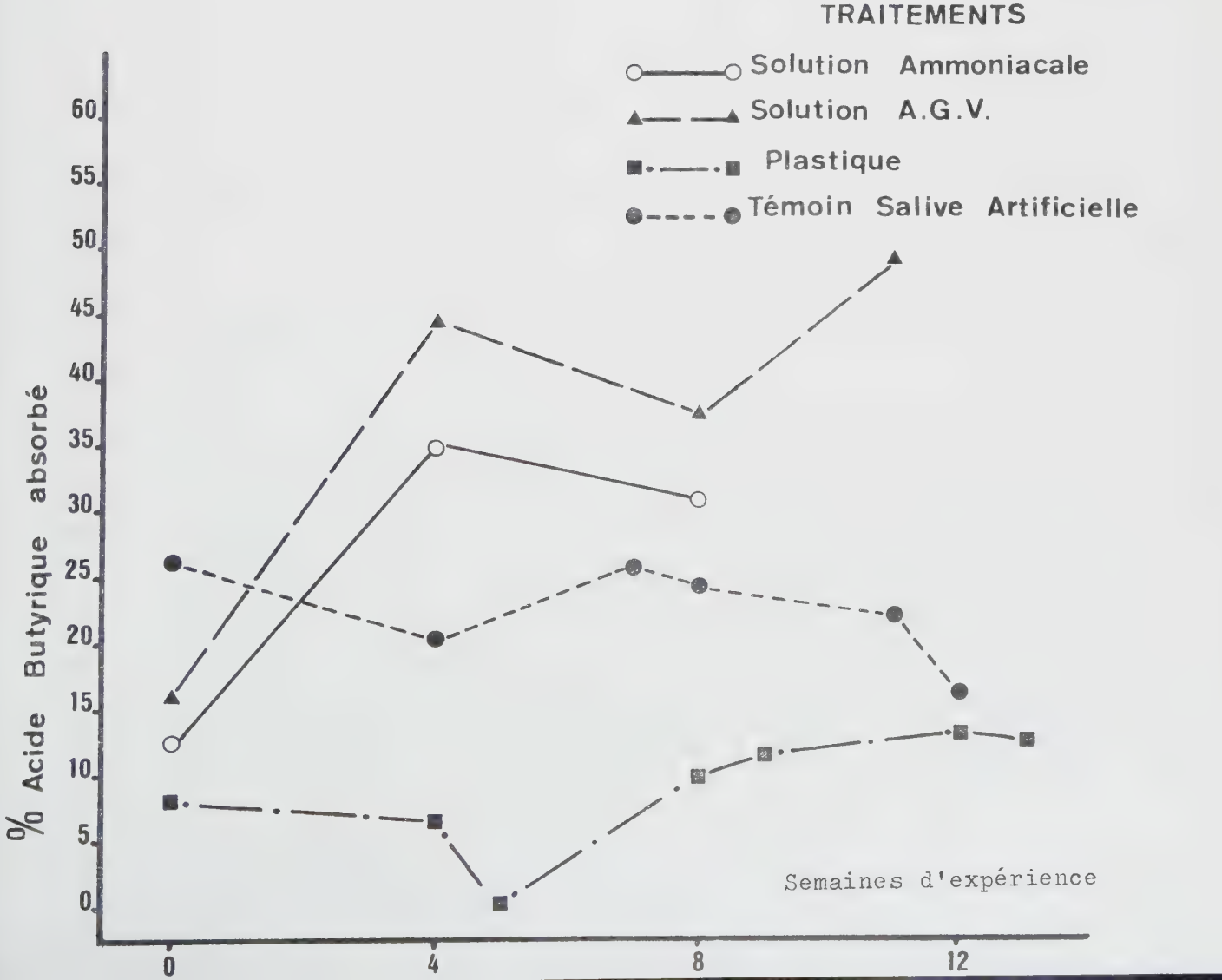
Si on considère que ces sujets plastiques représentent réellement les animaux en régime lacté exclusif dès la naissance donc les véritables animaux témoins, les capacités d'absorption du rumen des sujets AGV ou NH_3 sont nettement plus élevées (8 à 13 % pour l'acide acétique, 15 à 17 % pour l'acide propionique).

- Evolution de la capacité d'absorption du rumen vis à vis d'une solution d'acide butyrique (graphique 35) :

En raison des différences individuelles en début d'expérience, nous avons exprimé nos résultats en valeur relative par

GRAPHIQUE 35 CAPACITE D'ABSORPTION DU RUMEN VIS A VIS D'UNE SOLUTION D'ACIDE BUTYRIQUE ET EN FONCTION DU TRAITEMENT (DUREE D'ABSORPTION 150 MINUTES)





rapport à cette valeur. Le développement histoanatomique de la muqueuse du rumen des veaux recevant des stimuli chimiques se traduit par une augmentation considérable du pouvoir d'absorption vis à vis de l'acide butyrique. Il n'y a pas de différences marquées entre les traitements acides gras volatils et ammoniaque.

3) Conclusions :

Nos résultats démontrent clairement que l'aptitude du rumen à absorber des quantités appréciables d'acides gras volatils ou d'ammoniaque n'est pas une propriété innée des rumens immatures puisqu'elle ne se développe pas chez des veaux en régime lacté.

Les stimuli nécessaires pour le développement du pouvoir absorbant du rumen sont les mêmes que ceux du développement histoanatomique de la muqueuse du rumen. Nous avons, par ailleurs précédemment relevé la relation entre stimulation chimique, développement anatomique et activité métabolique de la paroi du rumen. Le fait que les acides gras volatils et l'ammoniaque stimulent la capacité d'absorption, l'activité métabolique et le développement structural fournit l'évidence de l'interdépendance de ces trois facteurs du développement du rumen. ARMSTRONG et coll. (1957), SANDER et coll. (1959), TAMATE et coll. (1962), SUTTON et coll. (1963a et b) suggèrent que les acides gras volatils et surtout l'acide butyrique induisent le développement de la capacité d'absorption et le développement structural de la muqueuse en stimulant l'activité métabolique des tissus, laquelle est faible à la naissance et en régime lacté (KNOX, 1960) mais augmente considérablement avec des rations solides (SUTTON et coll. 1963b). D'après nos travaux, cette théorie s'applique également à l'ammoniaque mais demande à être nuancée.

Si la relation activité métabolique - développement structural se conçoit aisément, les relations activité métabolique - capacité d'absorption et capacité d'absorption-développement structural doivent être précisées.

Des caractéristiques histologiques du développement de la muqueuse et de ses papilles telles que la formation des corps papillaires doivent rendre compte pour une part importante de l'évolution de la capacité d'absorption (DOBSON et coll., 1956 - HENRIKSON et HABEL, 1961). Ces éléments structuraux ne sont certainement pas les seuls. La capacité d'absorption de la muqueuse du rumen vis à vis de l'ammoniaque se révèle en effet spécifiquement plus marquée pour les animaux dont le développement histologique de la muqueuse a été stimulé par ce même métabolite. Celui-ci, métabolisé pour une part par l'épithélium ruminal, requiert donc une certaine adaptation enzymatique des cellules épithéliales pour que l'absorption soit maximale. Cette spécificité ne se vérifie pas dans nos conditions expérimentales pour les

acides gras volatils mais il est intéressant de remarquer que l'augmentation du pouvoir absorbant de la muqueuse ruminale est maximum pour l'acide butyrique, acide gras volatil qui est le plus actif pour le développement histologique de la paroi et qui est le plus métabolisé (PENNINGTON 1952, 1954) en traversant cet épithélium. Les pourcentages (in vitro) de transformation au niveau de la paroi sont respectivement de 27,5 % pour C_4, 7,5 % pour C_3 et 5 % pour C_2 (BARCROFT et coll., 1944).

Le développement de la capacité d'absorption semble donc dépendant, selon les métabolites à absorber, soit de la maturation structurale de la muqueuse lorsque l'absorption est passive (acides acétique et propionique), soit de la mise en place de systèmes de transport spécifiques lorsqu'elle s'accompagne d'un métabolisme à travers la paroi du rumen (ammoniaque), soit des deux (acide butyrique). Nous ne venons d'indiquer que des tendances, la prépondérance d'un des deux processus n'excluant pas le fonctionnement de l'autre, mais avec une intensité moindre. Contrairement aux conclusions de DOBSON et PHILLIPSON (1956) et de SUTTON et coll. (1963), la liaison activité métabolique - capacité d'absorption est directe pour l'acide butyrique et l'ammoniaque. La dépendance de cette liaison vis à vis des augmentations de débit sanguin enregistrées après addition d'acides gras volatils dans le rumen peut cependant être réelle pour les acides acétique et propionique peu métabolisés à travers la paroi du rumen.

-:-

RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

Ce travail a eu deux objectifs complémentaires :

- l'étude des incidences sur le développement fonctionnel du rumen de l'introduction dans le régime de sevrage précoce du jeune ruminant d' "ensilage" (matières végétales aqueuses conservées en silo par voie fermentaire) ;
- l'élaboration d'une théorie cohérente du développement anatomique, histologique et physiologique du rumen au cours du passage du stade de pseudomonogastrique à celui de polygastrique vrai.

Une étude bibliographique succincte de l'évolution de la physiologie digestive du veau pendant le sevrage montre que deux thèses s'affrontent pour expliquer le développement post-natal du rumen : l'une qui attribue à l'effet de "ballast" de la cellulose et de la lignine un rôle déterminant, l'autre qui considère comme essentiels les stimuli chimiques représentés par les produits terminaux de la digestion microbienne que sont les acides gras volatils. La similitude entre les phénomènes de fermentation qui se développent dans une masse de fourrage conservé par ensilage et ceux de la digestion microbienne dans le rumen, nous a incités à rechercher si un tel aliment, apportant des acides gras volatils à l'état préformé, était susceptible de stimuler la mise en fonctionnement du rumen du veau précocement sevré.

La première partie de nos recherches personnelles a été consacrée à l'étude expérimentale de cette hypothèse que nous avons effectuée en comparant des régimes de sevrage à base d'ensilage (ensilage direct et ensilage préfané) ou de foin. Il en ressort que, si 14 semaines d'âge apparaît comme un âge important dans l'évolution de la physiologie digestive du jeune veau précocement sevré à 5 semaines (à partir de cet âge, le jeune ruminant à un comportement digestif et métabolique voisin de celui de l'adulte), quel que soit l'âge de l'animal, l'ingestion d'ensilage s'accompagne d'un accroissement de l'efficacité énergétique de la ration dont peuvent rendre compte :

- le développement histo-anatomique du rumen : le développement allométrique très nettement positif de cet organe est plus important toutes les fois que figure de l'ensilage dans le régime. Ce développement est en relation avec l'énergie ingérée

(fonction du temps t de type $\text{Log} \frac{\text{Poids rumen}}{\text{Energie ingérée}} = a \frac{\log \text{Log}t}{t^2} + b$)
dont l'efficacité pour l'élaboration des tissus ruminaux est, par ordre croissant : Ensilage préfané > Ensilage naturel > Foin. La relation précédente est plus étroite pour le régime foin que pour les régimes ensilage, ce qui conduit à supposer que d'autres déterminismes que l'énergie peuvent exercer leurs actions avec de tels régimes.

Par rapport au foin, l'ensilage stimule la formation de papilles de taille plus importante et histologiquement plus évoluées (stratum granulosum et corneum plus développées, corps papillaires plus nombreux et plus larges). Nous avons prouvé la liaison entre cette stimulation du développement histo-anatomique du rumen et un accroissement de la capacité d'absorption de l'organe.

- Le comportement alimentaire des animaux : nous avons mis en évidence, par rapport au foin, certains effets spécifiques de l'ensilage sur le comportement alimentaire des animaux dont les plus marquants concernent la répartition nycthémérale de la prise de nourriture (fractionnement de l'ingestion d'ensilage en la répartissant sur tout le nycthémère) et le comportement mérycique (effet stimulant de l'ensilage sur la motricité du complexe gastrique : augmentation de la durée de rumination rapportée à la matière sèche ingérée, accroissement du nombre de cycles méryciques, diminution de la durée moyenne de ces cycles).

- la nature et/ou l'intensité de la digestion ruminale : en comparaison avec le foin, les modifications importantes de composition et de structure des fourrages au cours de l'ensilage conduisent à la présence dans le rumen de quantités plus importantes de certains métabolites entrant en contact avec l'épithélium ruminal. L'ammoniogénèse ruminale et la production d'acides gras volatils sont accrues. Les fermentations avec des régimes ensilages ont par ailleurs une orientation butyrique marquée qui se fait au détriment de l'acide propionique. En conséquence les concentrations en acides volatils totaux, en acide acétique, en acide propionique et en acide butyrique des jus de rumen des animaux ingérant un fourrage ensilé après préfanage sont nettement plus élevées que celles des contenus des autres lots et, par rapport à celle du foin, l'ingestion d'ensilage naturel se traduit par une concentration ruminale plus élevée en acides gras volatils totaux, en acide acétique et en acide butyrique et plus faible en acide propionique.

Dans nos conditions expérimentales, on relève donc un fonctionnement métabolique très particulier du rumen des veaux ingérant de l'ensilage et une analogie assez frappante entre l'effet stimulant exercé par l'ensilage sur le développement morphologique du rumen (poids et nombre de papilles/cm2) et celui

observé avec des infusions intraruminales d'acides gras volatils, plus spécialement d'acide butyrique. Cela donnait à supposer que les acides gras volatils et éventuellement d'autres substances spécifiques de l'ensilage, telles que l'ammoniaque, agiraient comme stimuli chimiques. Mais, en raison de l'hypermotricité gastrique consécutive à l'ingestion d'ensilage, on ne pouvait rejeter à priori l'hypothèse que le frottement exercé par les fragments du fourrage sur l'épithélium ruminal lors de leur brassage puisse aussi constituer un stimulus de nature mécanique.

Dans la seconde partie de nos travaux, nous avons déterminé la nature et les effets des stimuli physiques et chimiques des développements histo-anatomiques et physiologiques du rumen. A notre connaissance, ce problème n'avait jamais été abordé dans son ensemble. Pour tenter de la résoudre, nous avons mis en oeuvre de nombreuses techniques (physiologiques et histologiques), utilisant des animaux nourris au lait par fistule abomasale. Nous avons pu ainsi comparer sur des sujets âgés de 3 semaines (opération 10-15 jours) l'action exclusive d'infusions intraruminales lentes de solutions d'acides gras volatils, d'ammoniaque ou de salive artificielle (traitement témoin) à celle de frisures de plastique, introduits par la fistule du rumen pour y simuler le frottement exercé par les fragments de fourrage. Les éléments originaux de ce travail sont les suivants :

- les acides gras volatils, par leur action chimique et du fait de leur métabolisme à l'intérieur de la paroi du rumen, entraînent un développement important de la muqueuse et parfait des papilles (développement caractéristique et considérable des corps papillaires),

- le plastique, par son action mécanique, stimule de façon immédiate et durable la motricité du rumen et induit un développement de la musculeuse de sa paroi en n'entraînant ni de développement de la muqueuse, ni de développement papillaire (inexistence des corps papillaires, assises cellulaires peu différenciées)

- l'association de plastique et d'acides gras volatils exerce une action synergique tant sur la muqueuse que sur la musculeuse : il y a donc indépendance entre les deux développements (muqueuse et musculeuse).

- l'ammoniaque, partiellement métabolisé à travers la paroi du rumen, constitue, ce qui était totalement ignoré jusqu'à présent, un stimulus chimique du développement mucosal et papillaire au même titre que les acides gras volatils mais avec une action stimulante plus faible,

- stimuli mécaniques (plastique) ou chimiques (A.G.V., ammoniaque) requièrent une certaine intensité pour être mis en

évidence (notion de seuil de réponse),

- l'aptitude du rumen à absorber des quantités appréciables d'acides gras volatils ou d'ammoniaque n'est pas une propriété innée des rumens immatures. Les stimuli nécessaires pour le développement de cette capacité d'absorption sont les mêmes que ceux du développement histo-anatomique de la muqueuse du rumen.

Ces résultats montrent que le métabolisme actif des nutriments absorbés à travers l'épithélium ruminal est l'un des facteurs les plus déterminants du développement histo-anatomique et de la capacité d'absorption de la muqueuse du rumen. Le développement de la musculeuse de l'organe est en relation, par contre, avec la stimulation mécanique des zones réflexogènes de la motricité du rumen (graphique 36).

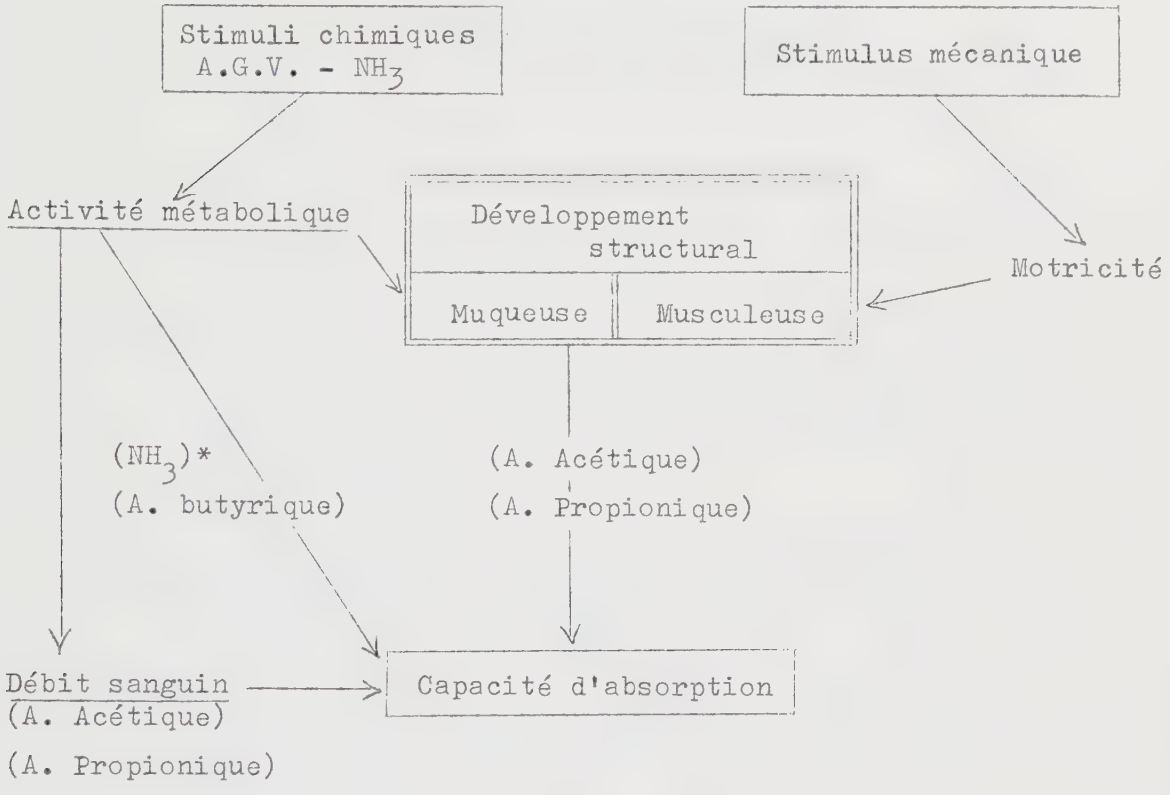
Incidemment, nos recherches ont permis de découvrir certaines caractéristiques jusqu'alors méconnues de la physiologie digestive du jeune ruminant. Ce sont notamment :

- l'évolution extrêmement rapide avec l'âge du pouvoir fermentaire (activité cellulolytique) du jus de rumen, lequel est maximum trois semaines après le début de la présentation d'aliments solides. En raison de modifications dans la composition des acides gras volatils formés, ce n'est que vers 9 semaines que les faciès fermentaires semblent se stabiliser.

- l'existence d'une rumination "à vide" durant près de 30 p.100 du nycthémère chez des veaux en régime lacté exclusif par fistule abomasale qui implique, en dehors de toute stimulation périphérique, une forte motivation. La rumination existe donc très tôt chez le jeune ruminant.

Notre travail sur le développement de la physiologie digestive du jeune ruminant, bien que de caractère fondamental, n'est pas sans applications dans l'alimentation de ces animaux. Deux s'en dégagent immédiatement qui lèvent les interdictions formulées à priori à leur encontre par les zootechniciens : ce sont les possibilités d'utilisation d'ensilage et celles d'introduction d'urée dans les régimes de sevrage des jeunes sujets d'élevage. D'autres devraient en découler, qui consisteraient à rechercher les régimes de sevrage les plus aptes à stimuler chimiquement et mécaniquement le développement fonctionnel du rumen.

Graphique 36.- Stimulation physico-chimique et développement du rumen.



* (...) Métabolité pour lequel cette voie est prépondérante

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AAFJES J.H., 1967.- The disappearance of volatile fatty acids through the rumen wall.
Tierphysiol. Tierernahr. Futtermittelk, 22, 2, 69.

ADDANKI S., HIBBS J.W., CONRAD H.R., 1966.- High roughage system for raising calves based on the early development of rumen function. XI. Performance of calves fed alfalfa, beet pulp, or soy bran flakes as the roughage in complete pelleted rations.
J. Dairy Sci., 49, 976.

ANNISON E., CHALMERS M.I., MARSHALL S.B.M., SYNGER L.M., 1964. Ruminal ammonia formation with various diets.
J. Agric. Sci., 44, 270.

ARMSTRONG D.G., BLAXTER K.L., GRAHAM N.M., 1957.- The heat increments of mixtures of steam volatile fatty acids in fasting sheep.
Brit. J. Nutr., 11, 392.

ASHR W., DOBSON A., 1963.- The effect of absorption on the acidity of rumen contents.
J. Physiol. Lond., 169, 39.

BALCH C.C., JOHNSON V.W., 1950.- Factors affecting the utilization of food by dairy cows.
Brit. J. Nutr., 4, 389.

BALCH D.A., ROWLAND S.I., 1957.- Volatile fatty acids and lactic acid in the rumen of dairy cows receiving a variety of diet.
Brit. J. Nutr., 11, 288.

BALDWIN R.L., WOOD W.A., EMERY R.S., 1962.- Conversion of lactate ^{14}C to propionate by the rumen microflora.
J. Bact., 83, 907.

BALDWIN R.L., WOOD W.A., EMERY R.S., 1963.- Conversion of glucose ^{14}C to propionate by the rumen microbiota.
J. Bact., 85, 1346.

BALDWIN R.L., 1965.- Pathways of carbohydrate metabolism in the rumen. Second International Symposium on the physiology of the digestion in the ruminant, Ames, Iowa - Ed. by Dougherty - Butterworths, London, p. 379.

BARCROFT J., Mc ANALLY R.A., PHILLIPSON A.T., 1943.- Absorption of volatile fatty acids from the alimentary tract of the sheep and other animals.
J. Exptl. Biol., 20, 120.

BARNETT A.J.G., 1951.- The colorimetric determination of lactic acid in silage.
Biochem. J., 49, 4, 527.

BARNETT A.J.G., REID R.L., 1957.- Studies on the production of volatile fatty acids from grass by rumen liquor in an artificial rumen.
I. The volatile fatty acids production from fresh grass;
J. Agric. Sci., 48, 315.

BARNETT A.J.G., REID R.L., 1957.- Studies on the production of volatile fatty acids from grass by rumen liquor in an artificial rumen.
II. The volatile fatty acid production from dried grass.
J. Agric. Sci., 49, 171.

BARNETT A.J.G., REID R.L., 1957.- Studies on the production of volatile fatty acids from grass by rumen liquor in an artificial rumen.
III. A note on the volatile fatty acids production from crude fiber and grass cellulose.
J. Agric. Sci., 49, 180.

BARNETT A.J.G., REID R.L., 1957.- The distribution of the volatile fatty acids formed from dried grass by the action of rumen liquor in the articifial rumen.
Biochem. J., 65, 130.

BASMAJIAN J.V., STECKO G., 1962.- A new bipolar electrode for electromyography.
J. Appl. Physiol., 17, 849.

BAUMGARDT C.R., TAYLOR M.W., CASON J.C., 1959.- A simplified artificial rumen procedure for estimating the digestible energy content of hays.
J. Anim. Sci., 18, 1538.

BENZIE D., PHILLIPSON A.T., 1957.- The alimentary tract of the ruminant.
Oliver and Byod, Ed. Edinburgh and London.

BERGMAN E.N., REID R.S., MURRAY M.G., BROCKWAY J.M., WHITELAW F.G., 1965.- Interconversions and production of volatile fatty acids in the sheep rumen.
Biochem. J., 97, 53.

BERRIDGE N.J., DAVIS J.G., KON P.M., KON S.K., SPRATLING F.R., 1943-1944.- The production of rennet from raising calves.
J. Dairy Res., 13, 145.

BLAXTER K.L., HUTCHESON M.K., ROBERTSON J.M., WILSON A.L., 1952. The influence of diet on the development of the alimentary tract of the calf.
Brit. J. Nutr., 6, 1.

BLAXTER K.L., 1962.- The energy metabolism of ruminants, London, Hutchinson.

BLOOMFIELD R.A., KEARLSY E.D., GREACH D.O., MUHRER M.E., 1963. Ruminal pH and absorption of ammonia and VFA.
J. Anim. Sci., 22, 833.

BOUSSET J., 1967.- Modifications induites par l'ensilage dans la composition de la fraction glucidique "soluble" d'un ray-grass d'Italie (lolium Italicum).
C.R. Acad. Sci., 265, série D, 1550.

BOST J., PUECH R., 1966.- Nouvelles recherches concernant les fistules chroniques de l'appareil digestif chez le mouton.
Bull. Soc. Sci. et Méd. comparée, Lyon, 68, 161.

BROWNLEE A., 1956.- The development of rumen papillae in cattle fed on different diets.
Brit. Vet. J., 112, 369.

BRUNAUD M., RAYNAUD P., 1956.- Essai de fabrication en laboratoire de canules en matière plastique pour fistules permanentes des réservoirs gastriques.
Bull. Acad. Vét., 29, 373.

BRUNAUD M., RAYNAUD P., 1956.- Fistülation permanente du rumen du mouton par la mise en place en une seule opération d'une canule en chlorure de polyvinyle.
Bull. Acad. Vét., 29, 387.

BRYANT M.P., NOLA SMALL, CECILIA BOUMA et ISADORE ROBINSON, 1958.- Studies on the composition of the ruminal flora and fauna of young calves.
J. Dairy Sci., 41, 1747.

BRYANT M.P., NOLA SMALL, 1960.- Observations on the ruminal microorganisms of isolated and inoculated calves.
J. Dairy Sci., 43, 654.

BUENO L., 1972.- Le rumen isolé in situ : absorption des acides gras volatils.
Rev. Med. Vet., 123, 943.

BURROUGHS W.P.G., SILVER E.A., SCHALK A.F., 1946.- Methods for identifying feeds and measuring their rate of passage through the rumen and cattle.
J. Anim. Sci., 5, 272.

BURROUGHS W., FRANK N.A., GERLAUGH P., BETHKE R.M., 1950.- Prelimary observations upon factors influencing cellulose digestion by rumen microorganisms.
J. Nutr., 40, 9.

CANDAU M., 1969.- Quelques observations liminaires concernant l'effet de l'ensilage et du foin sur l'évolution morphologique de la paroi et le fonctionnement métabolique précoce du rumen chez le veau préruminant.
C.R. Ac. Sc., 268, série D, 1823.

CANDAU M., 1971.- Effets des stimulus d'origine chimique (acides gras volatils ammoniaque) ou physique contenus dans l'ensilage sur le développement du rumen.
C.R. Acad. Sc., 272, série D, 129.

Mc CARTHY R.D., KESLER L.M., 1956.- Relation between age of calf, blood glucose, blood and rumen levels of volatile fatty acids and in vitro cellulose digestion.
J. Dairy Sci., 39, 1280.

CHARLET-LERY G., LEROY A.M., ZELTER S.Z., 1954.- Elevage artificiel de l'agneau précocement sevré. Essai de détermination de ses dépenses de croissance.
Ann. Zootech., 1, 169.

CHENEY L.T., KRAMER L.L., 1967.- Abomasal cannulation - A new approach.
J. Anim. Sci., 26, 916.

CHENG E.N., HALL G., BURROUGHS W., 1955.- A method for the study of cellulose digestion by washed suspensions of rumen microorganisms.
J. Dairy Sci., 38, 1225.

COLEOU J., 1955.- L'alimentation des veaux et jeunes bovins d'élevage.
Bull. Tech. In. Serv. Agric., nº hors série, 101.

COMLINE R.S., TITCHEN D.A., 1961.- Nervous control of the ruminant stomach in digestive physiology and nutrition of the ruminant.
Lewis D. ed. Londres, Butterworths, 10.

CONRAD H.R., HIBBS J.W., POUNDEN W.D., 1956.- Absorption of rumen volatile fatty acids from the forestomachs of young dairy calves fed high roughage rations.
J. Dairy Sci., 39, 97.

CONRAD H.R., HIBBS J.W., FRANK NORMA, 1958 - High roughage system for raising dairy calves based on the early development of rumen function.
J. Dairy Sci., 41, 1248.

CONVERSE H.T., WISEMAN H., 1952.- Corn silage as the sole roughage for dairy cattle.
U.S. Dept. Agr. Tech. Bul., 1057, 15 pp.

COTTYN B.G., BOUCQUE Ch. V., 1968.- Variation de la composition du liquide du rumen en fonction du moment de l'échantillonnage.
Rev. Agr. Brussels, 21, 1651.

DANIELLI J.F., HITCHCOCK M.W.S., MARSHALL R.A., PHILLIPSON A.T., 1945.- The mecanism of absorption from the rumen as exemplified by the behaviour of acetic, propionic and butyric acids.
J. Exp. Biol., 22, 75.

DEMARQUILLY C., CHENOST M., 1969.- Etude de la digestion des fourrages dans le rumen par la méthode des sachets de nylon ; liaisons avec la valeur alimentaire.
Ann. Zootech., 18, 419.

DOBSON A., PHILLIPSON A.T., 1956.- The influence of the contents of the rumen and of adrenalin upon its blood supply.
J. Physiol., 133, 76.

DOBSON J., BROWN W.C.B., DOBSON A., PHILLIPSON A.T., 1956.- A histological study of the organization of the rumen epithelium of sheep.
Quart. J. Exp. Physiol., 41, 247.

DOETSCH R.N., ROBINSON R.Q., SHAW J.C., 1952.- Techniques employed in cultural investigations of the bacteriology of bovine rumen contents.
J. Anim. Sci., 11, 536.

DOETSCH R.N., SHAW J.C., Mc NELL J.J., JURTSHUK P. Jr, 1955.- Observations on the use of mixed suspensions of bovine rumen bacteria as a technique of the rumen microbiologist.
Maryland Agr. Exptl. Sta. Misc. Publ., 238, 1-2.

DOLLAR A.M., PORTER J.W.G., 1959.- Some aspects of carbohydrate utilization by young calves. XV th Intern. Dairy Congr. 1, 185.

Mc DONALD I.W., 1954.- The extent of conversion of food protein to microbial protein in the rumen of sheep. Biochem. J., 56, 120.

Mc DONALD I.W., 1948.- The absorption of ammonia from the rumen of the sheep. Biochem. J., 42, 584.

Mc DOUGALL E.I., 1948.- Studies on ruminant saliva ; I - The composition and out put of sheep's saliva. Biochem. J., 43, 99.

DOUGHERTY R.W., 1955.- Permanent stomach and intestinal fistulas in ruminant some modifications and simplifications. Cornell Vet., 45, 331.

DOUGHERTY R.W., 1965.- Physiology of digestion in the ruminant. Butherworths - London.

DULPHY J.P., 1971.- Influence du poids vif et du niveau d'ingestion sur le comportement alimentaire et mérycique du mouton. Ann. Zoot., 20, 477.

DURAND M., ZELTER S.Z., 1960.- L'évolution des catabolismes glucidiques et protidiques dans une luzerne ensilée : action des traitements A.I.V. et métabisulfite de sodium. Proc. of the VIII Int. Grassl. Congress., 510.

DURAND M., ZELTER S.Z., TISSERAND J.L., 1968.- Influence de quelques techniques de conservation sur l'efficacité de l'azote de la luzerne chez le mouton. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 8, 45.

DZINK H.E., SELLERS A.F., 1955.- Physiological studies of the vajal nerve supply to the bovine stomach - I - comparison of responses in milk fed and roughage - fed calves, wing a chronic intrathoracis vajal electrode technique. Amer. J. Vet. Res., 16, 411.

ELDSEN S.R., HITCHCOCK M.W.S., MARSHALL R.A., PHILLIPSON A.T., 1946.- Volatile acids in the digesta of ruminants and other animals. J. Exper. Biol., 22, 191.

FAUCONNEAU G., FRANCOIS A.C., LEROY A.M., ZELTER S.Z., 1953.- Processus digestifs des ruminants - I - étude in vitro de la digestion du foin de luzerne. Ann. Zoot., 4, 103.

FERRANDO R., CATSAOUNIS N., 1955.- Etude comparative chez le mouton de la digestibilité apparente in vivo et de la digestion des foins au niveau du rumen, à l'aide de sacs en nylon suspendus à l'intérieur.
Rec. Méd. Vét., 141, 331.

FLATT W.P., 1955.- Studies of factors affecting the development of the ruminant stomach.
Thesis - Cornell University, Ithaca, N.Y.

FLATT W.P., WARNER R.G., LOOSLI J.K., 1956.- Absorption of volatile fatty acids from the reticulo-rumen of young dairy calves.
J. Dairy Sci., 39, 928.

FLATT W.P., WARNER R.G., LOOSLI J.K., 1958.- Influence of purified materials on the development of the ruminant stomach.
J. Dairy Sci., 41, 1593.

FLATT W.P., WARNER R.G., LOOSLI J.K., 1959.- Evaluation of several techniques used in the study of developing rumen function - Memoir 361 - Cornell University - Agricultural experiment station.

FRANCOIS A.C., LEROY A.M., ZELTER S.Z., 1955.- Processus digestif des ruminants. III. Etude in vitro de quelques phénomènes de digestibilité associative.
Ann. Zoot., 4, 103.

FREER M., CAMPLING R.C., 1965.- Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 5) The relation ship between the voluntary intake of feed, the amount of digesta in the reticulo-rumen and the rate of disappearance of the digest a from the alimentary tract with diets of hay dried grass or concentrates.
Brit. J. Nutr., 17, 79.

FRIEDMANN T.E., 1938.- The identification and quantitative determination of volatile alcohols and acids.
J. Biol. Chem., 123, 161.

GEAY Y., 1970.- Résultats non publiés.
C.R.Z.V. de THEIX.

GODFREY N.W., 1961.- The functional development of the calf - I - Growth of the stomach of the calf.
J. Agri. Sci., 57, 173.

GODFREY N.W., 1961.- The functional development of the calf - II - Development of the rumen function in the calf.
J. Anim. Sci., 57, 117.

GORDON C.H., DERBSHIRE J.C., MELIN C.G., KANE E.A., SYKES J.F., BLACK D.T., 1960.- Consumption and feeding value of silage as affected by dry matter content.
J. Dairy Sci., 43, 866.

GORDON J.G., 1965.- The relationship between rumination and the amount of roughage eaten by sheeps.
J. Agric. Sci., 64, 151.

GORRILL A.D.L., THOMAS J.W., STEWART W.E., MORILL J.L., 1967. Exocrine pancreatic secretion by calves fed soybean and milk protein diets.
J. Nutr., 92, 86.

GOUET Ph., FATIANOFF N., 1964.- Les bactéries de l'ensilage - Tentative de différenciation entre les actions enzymatiques des cellules végétales et des cellules bactériennes dans la glycolyse et la protéolyse d'un ensilage de luzerne.
Annal. Institut Pasteur, 107, 711.

GOUET P., FATIANOFF N., ZELTER S.Z., DURAND M., CHEVALIER R., 1965.- Influence de l'élévation du taux de matière sèche sur l'évolution biochimique et bactériologique d'une luzerne conservée par ensilage.
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 5, 79.

GRAY F.V., IONES G.B., PILGRIM A.F., 1960.- The rates of production of volatile fatty acids in the rumen.
Austr. J. Agric. Res., 2, 282.

GRAY F.V., PILGRIM A.F., WELLER R.A., 1951.- The production of volatile fatty acids and methane during fermentation of wheater hay and lucerne hay in vitro by micro-organisms from the rumen.
J. Exp. Biol., 28, 195.

GRAY F.V., PILGRIM A.F., 1950.- Fermentation in the rumen of the sheep.
Nature, 166, 478.

HARRISSON H.N., WARNER R.G., SANDER E.G., LOOSLI J.K., 1960.- Changes in the tissue and volume of the stomachs of calves following the removal of dry feed or consumption of inert bulk.
J. Dairy Sci., 43, 1301.

HENRIKSON K.B., HABEL R.E., 1961.- The morphology and sulhydryl and disulfite reactions of the epithelium of the bovine forestomach during post natal development.
Anat. Record., 139, 499.

HENSCHEL M.J., HILL W.B., PORTER J.W.G., 1961.- The development

of proteolytique enzymes in the abomasum of the young calf.
Proc. Nutr. Soc., 20 (2), XI.

HIBBS J.W., POUNDEN W.D., CONRAD H.R., 1953.- A high roughage system for raising calves based on the early development of rumen function I. Effect of variation in the ration on growth, feed consumption and utilization.
J. Dairy Sci., 36, 717.

HIBBS J.W., CONRAD H.R., POUNDEN W.D., FRANK NORMA, 1956.- A high roughage system for raising calves based on the early development of rumen development, and certain blood changes.
J. Dairy Sci., 39, 171.

HIBBS J.W., CONRAD H.R., 1958.- A high roughage system for raising calves based on the early development of rumen function VIII - Effect of rumen inoculation and chlortetracycline on performance of calves fed high roughage pellets.
J. Dairy Sci., 41, 1230.

HILL K.L., 1956.
Gastric development and antibody transference in the lambs wigh some observations on therat and guinea pig.
Quart. J. Exptl. Physiol., 41, 421.

HOFFMAN A.F., 1966.- A physicochemical approach to the intraluminal phase of fat absorption.
Gastro enterology, 50, 56.

HOGAN J.P., 1961.- The absorption of ammonia, through the rumen of the sheep.
Austr. J. Biol. Sci., 14, 448.

HOSHINO S., KATSUHARU S., MORIMOTO K., 1966.- Ammonia anabolism in ruminants.
J. Dairy Sci., 49, 1523.

HOUPT T., RICHARD, HOUPT A., KATHERINE, 1968.- Transfer of urea nitrogen accross the rumen wall.
Amer. J. of Physiol., 214, 1296.

HUBER J.T., HARTMAN P.A., JACOBSON N.L., ALLEN R.S., 1958.- Digestive enzyme activities in the young calf.
J. Dairy Sci., 41, 743.

HUBER J.T., JACOBSON N.L., ALLEN R.S., HARTMAN P.A., 1961.- Digestive enzyme activities in the young calf.
J. Dairy Sci., 44, 1494.

HYDEN S., 1955a.- A turbidimetric method for the determination of higher polyethylene glycols in biological materials.
Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden, 22, 139.

HYDEN S., 1955b.- The recovery of polyethylene glycol after passage through the digestive tract.
Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden, 22, 411.

HYDEN S., 1961.- Determination of the amount of fluid in the reticulo-rumen of the sheep and its rate of passage to the omasum. Kgl. Lantbrukshögsk. Ann., 27, 51.

HYDEN S., 1964.- The preparation of rumen pouches in the goat.
Cornell Vet., 55, 419.

ISAKSON B., 1954.- Bile lipids in calves under different nutritional condition.
Acta phys. Scand., 281.

JAHN E., CHANDLER P.T., POLAN C.E., 1970.- Effects of fiber and ratio of starch to sugar on performance of ruminating calves.
J. Dairy,Sci., 53, 466.

JACQUOT R., ROUX P., 1951.- Le sevrage précoce du veau et les aliments économiseurs de lait.
Ann. Nutr. Alim., 5, 251.

JAMES A.T., MARTIN J.P., 1952.- Gas-liquid partition chromatography = the separation and micro-estimation of volatile fatty acids from formic acid to dodecanoic acid.
Biochem. J., 50, 679.

JARRET I.G., 1948.- The production of rumen and abomasal fistulae in sheep.
J. Coun. Sci. Ind. Res., 21, 311.

JARRIGE R., 1953.- L'utilisation des glucides alimentaires par les ruminants.
Ann. N.A., 7, 245 et 339.

JOHNSON R.R., DEHOROTY B.A., BENTLEY O.G., 1958.- Studies on the in vitro rumen procedure. Improved inoculum preparation and the effects of volatile fatty acids in cellulose digestion.
J. Anim. Sci., 17, 841.

JOHNSON R.R., 1966.- Techniques and procedures for in vitro and in vivo rumen studies.
J. Anim. Sci., 9, 855.

KAUFMANN W., RUHR K., 1967.- Ergebnisse gaschromatographischer bestimmung der flüchtigen fettsaüren im pausen bei unterschiedlicher fütterung.
Zschr. Tierphysiol. Tierernährg., Futtermittlekde, 22, 1.

KAY R.N.B., 1958.- Continuous and reflex secretions by the parotid gland in ruminants.
J. Physiol. Lond., 144, 463.

KAY R.N.B., RUCKEBUSCH Y., 1971.- Movements of the stomach compartments of a young bull during sucking.
Brit. J. Nutr., 26, 301.

KEENER H.A., ALLEN F.E., COLOVOS N.F., DAVIS H.A. and A.P.-1958. Value of adding corn silage and limited quantities of hay to a grass, silage, limited grain ration for dairy heifers.
J. Dairy Sci., 41, 429.

KELLEY R.O., MARTZ F.A., JOHNSON H.D., CUNNINGHAM M.D., 1967. Environmental physiology and shelter engineering. Methods for using and maintening rumen cannulas in dairy cattle.
Res. Bull. 924, Univ. Missouri.

KESLER E.M., RONNING M., KNODT C.B., 1951.- Some physical characteristics of the tissu and contents of the rumen, abomasum, and intestine in male Holstein calves of various ages.
J. Anim. Sci., 10, 969.

KJELDAHL, 1939.- Cité par FRIEDRICH A. et LACOURT A. dans "la pratique de la microanalyse quantitative" Dunod Ed. Paris, 387 p.

KLEIBER M., 1961.- The fire of life.
Ed. John Wiley.

KNOX K.L., 1960.- In vitro metabolism of short-chain fatty acids in bovine rumen epithelial tissue.
M.S. Thesis, Colorado State Univ., Fort Collins.

KOMAREK R.J., LEFFEL E.C., BROWN W.H., MASON K.R., 1960.- Technique for establishment of a rumen pouch.
J. Appl. Physiol., 15, 181.

Mc LAREN G.A., ANDERSON G.C., MARTIN N.G., COOPER W.K., 1961. Fixation of ammonia nitrogen by rumen mucosa.
J. Anim. Sci., 20, 942.

Mc LAREN G.A., COOPER W.K., ANDERSON G.C., 1962.- Factors influencing glutamate synthesis by rumen mucosa.
J. Anim. Sci., 21, 1005.

LE BARS H., JACQUOT R., SIMMONNET H., 1960.- Nutrition animale Biologie, physiologie et alimentation rationnelle - vol. I Données générales sur la nutrition et l'alimentation. Nouvelle encyclopédie agricole , ed. J.B. Baillière & Fils

LENG R.A., BRETT D.T., 1966.- Simultaneous measurements of the rates of production of acetic, propionic and butyric acids in the rumen of sheep on different diets and the correlation between production rates and concentrations of these acids in the rumen.
Br. J. Nutr., 20, 541.

LENG R.A., 1969.- Formation and production of volatile fatty acids in the rumen.
Proc. IIIrd Int. Symp. Cambridge, p. 406.

LEWIS D., HILL K.J., ANNISSON E.F., 1957.- Studies on the portal blood of sheep - 1. Absorption of ammonia from the rumen of the sheep.
Biochem. J., 66, 587.

MACKAY E.S.M., OXFORD A.E., 1954.- Some facultatively anaerobie gramnegative rods from the rumen of the calf and the sheep
J. gen. Microbiol., 11, 471.

MANN S.O., OXFORD A.E., 1954.- Studies of some presumptive lactobacilli isolated from the rumens of young calves.
J. gen. Microbiol., 11, 83.

MARSTON A.R., 1948.- The fermentation of cellulose in vitro by organisms from the rumen of sheep.
Biochem. J., 42, 564.

MASSON M.J., PHILLIPSON A.T., 1951.- The absorption of acetate, propionate and butyrate from the rumen of sheep.
J. Physiol. Lond., 113, 189.

MATHIEU C.M., WEGAT-LITRE E., 1960.- Les préférences alimentaires du veau. I. Appétibilité comparée des céréales.
Ann. Zoot., 9, 261.

MATHIEU C.M., 1961 (a).- Etude du développement du tractus digestif du veau.
Ann. Nutr. Alim., 15, 263.

MATHIEU C.M., WEGAT-LITRE E., 1961 (b).- Mise au point d'une méthode d'alimentation des veaux d'élevage - I. Détermination de la quantité de lait nécessaire.
Ann. Zoot., 10, 161.

MATHIEU C.M., WEGAT-LITRE E., 1962.- Mise au point d'une méthode d'alimentation des veaux d'élevage. II. Modalités de la répartition du lait.
Ann. Zoot., 11, 197.

MAXIMOWA A., BLOOM W., 1947.- A textbook of histology.
4th Ed. W.B. Saunders, Philadelphia.

MAY N.O.S., 1964.- The anatomy of the sheep.
1 vol. 36 esp., Wilke Co Ed., Melbourne.

MEAD S.W., REGAN W.M., BARTLETT J.W., 1924.- A study of the factors affecting the growth of dairy heifers.
J. Dairy Sci., 7, 440.

MEISTRE J.C., SALSBURRY R.L., HOEFER J.A., LUECKE R.W., 1958.- The effect of starvation and subsequent refeeding on some activities of rumen microorganisms in vitro.
J. Anim. Sci., 17, 774.

MEYNARD J.A., 1968.- De quelques techniques d'anesthésie des petits animaux en pratique courante.
Rev. Méd. Vét., 119, 763.

MOORE L.A., THOMAS J.W., JACOBSON W.C., MELIN C.G., SHEPHERD J.B. 1948.- Comparative and rachitic value of foeld cured hay, barn dried and wilted grass silage for growing dairy calves.
J. Dairy Sci., 31, 489.

MOORE L.A., THOMAS J.W., SYKES J.F., 1960.- The acceptability of grass/legume silage by dairy cattle.
Proc. VIII th Int. Grassl. Congress., 701.

MURDOCH J.C., 1960.- The effect of prewilting herbage on the composition of silage and its intake by cows.
J. Brit. Grassl. Soc., 15, 70.

Mc NAUGHT M.L., OWENS E.C., HENRY K.M., KON S.K., 1954.- The utilization of non protein nitrogen in the bovine rumen - 8 - The nutritive value of the proteins of preparations of died rumen bacteria, rumen protozoa end brewer's yeast for rats.
Biochem. J., 56, 151.

NDUMBE R.D.N., RUNCIE K.N., Mc DONALD P., 1964.- The effect of early weaning on the blood sugar and rumen acid levels on the growing calves.
Brit. J. Nutr., 18, 29.

NEWLANDER I.A., RIDDEL W.A., 1957.- High moisture versus wilted grass silage for raising dairy calves.
Vermont Agr. Expt. Stat. Bull., 602.

OTTERBY D.E., RUST J.W., 1965.- Effects of age and diet on rumen and blood components of the young calf.
J. Dairy Sci., 43, 1716.

PALMQUIST D.L., BALDWIN R.L., 1966.- Enzymatic techniques for the study of pathways of carbohydrate utilization in the rumen.
Appl. Microbiol., 14, 60.

PARNAS, WAGNER, 1939.- Cité par FRIEDRICH A. et LACOURT A. dans "la pratique de la microanalyse quantitative".
Ed. Dunot, Paris, 387 p.

PEARSON R.M., SMITH J.A.B., 1943 a - The utilization of urea in the bovine rumen - 1. Methods of analysis of the rumen ingesta and prelimary experiments in vivo.
Biochem. J., 37, 142.

PEARSON R.M., SMITH J.A.B., 1943 b.- The utilization of urea in the bovine rumen. 2. The conversion of urea to ammonia.
Biochem. J., 37, 148.

PEARSON R.M., SMITH J.A.B., 1943 c.- The utilization of urea in the bovine rumen. 3. The synthesis and breakdown of proteins in rumen ingesta.
Biochem. J., 37, 153.

PENNINGTON R.J., 1952.- The metabolism of short-chain fatty acids in the sheep. 1. Fatty acid utilization and ketone body production by rumen epithelium and other tissues.
Biochem. J., 51, 251.

PENNINGTON R.J., 1954.- The metabolism of short-chain fatty acids in the sheep. -II. Further studies with rumen epithelium.
Biochem. J., 56, 410.

PENNINGTON R.J., SUTHERLAND I.M., 1956a.- Ketone-body production from various substrates by sheep rumen epithelium.
Biochem. J., 63, 353.

PENNINGTON R.J., SUTHERLAND T.M., 1956b.- The métabolism of short-chain fatty acids in the sheep.- IV. The pathways of propionate metabolism in rumen epithelial tissue.
Biochem. J., 63, 618.

PENNINGTON R.J., PFANDER W.H., 1957.- The metabolism of short chain fatty acids in the sheep.- V. Some interrelation steps in the metabolism of fatty acids and glucose by sheep rumen epithelial tissue.
Biochem. J., 65, 109.

PFANDER W.H., PHILLIPSON A.T., 1953.- The rates of absorption of acetic, propionic and n. butyric acids.
J. Physiol. Lond., 122, 102.

PHILLIPSON A.T., INNES J.R.M., 1939.- Permanent stomach fistulae in ruminants.
Quart. J. Exp. Physiol., 29-233.

POE S.E., GLIMP H.A., DEWEESE W.P., MITCHELL G.E., 1969.- Effect of preweaning diet on the growth and development of early-weaned lambs.
J. Anim. Sci., 28, 401.

POE S.E., ELY D.G., MITCHELL G.E., DEWEESE W.P., GLIMP H.A. 1971 (a) - Rumen development in lambs -bI. Microbial digestion of starch and cellulose.
J. anim. Sci., 32, 740.

POE S.E., ELY D.G., MITCHELL G.E., GLIMP H.A., DEWEESE W.P. 1971 (b).- Rumen development in lambs. II. Rumen metabolite changes.
J. Anim. Sci., 32, 989.

PORTER G.H., KESLER E.M., 1954.- The value of grass silage in the diet of the young dairy calf.
J. Anim. Sci., 13, 1010.

PORTER G.H., KESLER E.M., 1957.- Value of alfalfa silage in the diet of the young dairy calf.
J. Dairy Sci., 40, 163.

POUNDEN W.D., HIBBS J.W., 1948 a.- Influence of the ration and rumen inoculation on the establishment of certain microorganisms in the rumen of young calves.
J. Dairy Sci., 31, 1041.

POUNDEN W.D., HIBBS J.W., 1948b.- The influence of the ratio of grain to hay in the ration of dairy calves on certain rumen microorganisms.
J. Dairy Sci., 31, 1051.

POUNDEN W.D., HIBBS J.W., 1950.- Variations in digestibility of certain characteristic rumen microorganisms and some effects of rumination in the young calf.
J. Dairy Sci. 33, 378.

PUECH R., TISSERAND J.L., ZELTER S.Z., 1968.- Influence de la qualité de l'ensilage sur l'évolution de la cétonémie post-prandiale chez le mouton.
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 8, 69.

PURSER D.B., BUECHLER S.M., 1956 - Amino acid composition of rumen organisms. J. Dairy Sci., 49, 81.

QUICKE G.V., BENTLEY O.G., SCOTT H.W., MOXON A.L., 1959 - Cellulose digestion in vitro as a mesure of the digestibility of forage cellulose in ruminants.
J. Anim. Sci., 18, 275.

QUIN J.I., VAN DER WATH J.C., MYBRUGH S., 1938 - Studies of the alimentary tract of Merino sheep in South Africa IV - Description of experimental technique.
Onderstepoort J. Vet. Sci. Anim. Ind., 11, 341.

REED R.M., MOIR R.J., UNDERWOOD E.J., 1949 - Ruminal flora studies in the sheep. The nutritive value of rumen bacterial protein.
Austra. J. Sci. Res., 13, 304.

ROY J.H.B., 1956 - Studies in calf nutrition with special reference to the protective action of colostrum.
PhD Thesis, University of Reading.

RUCKEBUSCH Y., MARQUET J.P., 1963 - Recherches sur le comportement alimentaire chez les ruminants - I. Influence de la structure physique des aliments.
Rev. Méd. Vét., 114, 833.

RUCKEBUSCH Y., MARQUET J.P., 1965 - Recherches sur le comportement alimentaire chez les ruminants- III. Effets de l'ablation du rumen.
Rev. Méd. Vét., 116, 277.

RUCKEBUSCH Y., 1966 - Recherches sur le comportement alimentaire chez les ruminants - IV. Influence de la consommation d'eau.
Rev. Méd. Vét., 117, 431.

RUCKEBUSCH Y., LAPLACE J.P., 1967 - Sur le déterminisme de la rumination.
Bull. Soc.Sci.Vét. et Méd. comparée, Lyon, 69, 185.

RUCKEBUSCH Y., 1967 - Etude polygraphique des variations spontanées ou provoquées duncomportement alimentaire chez les petits ruminants.
Arch. Sci. physiol., 21, 449.

RUCKEBUSCH Y., 1968.- Comportement alimentaire et productivité chez les herbivores ruminants.
Revue française des productions animales, avril 1968.

RUCKEBUSCH Y., CANDAU M., 1968 - Sur la rumination chez le veau.
CR Soc. biol., 162, 897.

RUCKEBUSCH Y., 1970 - The electrical activity of the digestive tract of the sheep as an indication of the mechanical events in various regions.
J. Physiol. Lond., 210, 857.

RUCKEBUSCH Y., BUENO L., 1970 - Le rumen isolé in situ chez les ovins.
C.R.Acad. Sci. Paris, 270, 2566.

SALSBURY R.L., SMITH C.K., HUFFMAN C.F., 1956 - The effect of high levels of cobalt on the in vitro digestion of cellulose by rumen microorganisms.
J. Anim. Sci., 15, 863.

SANDER E.G., WARNER R.G., HARRISON H.N., LOOSLI J.K., 1959 - The stimulatory effect of sodium butyrate and sodium propionate on the development of rumen mucosa in the young calf.
J. Dairy Sci., 42, 1600.

SATTER L.D., SUTTIE J.W., BAUMGARD B.R., 1964 -Dietary induced changes in volatile fatty acid formation from a cellulose 14_C and hemi-cellulose 14_C.
J. Dairy Sci., 47, 1365.

SATTER L.D., ESDALE W.J., 1968.- In vitro lactate metabolism by ruminal ingesta.
Appl. microbiol., 16, 680.

SAVAGE E.S., MAC KAY C.M., 1942 - The nutrition of a calf. A review.
J. Dairy,Sci., 25, 595.

SCHALK A.F., AMADON R.S., 1928 - Physiology of the ruminant stomach.
Bull. 216, North Dakota Agr. Expt. Stat., Fargo.

SCHUMMER A., NICKEL R., 1960 - Lehrbuch der Anatomie der Haustiere Baud II - Eingeweide - Berlin, P. Parey Ed.

SHAW J.C., 1961 - Nutritional physiology of the rumen.
Proc. VIIIth Internat. Congress Anim. Prod. Hambourg
p. 29.

SINCLAIR J.H., KUNKEL H.O., 1959 - Variations in post weaning development of ruminal mucosa in lambs.
Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 102, 57.

SISSON S., GROSSMAN J.D., 1953 - The anatomy of the domestic animals.
Saunders Ed., 4e Ed., Philadelphie.

SKOURI M., 1966 - Valeur nutritive de la ration et comportement alimentaire des ruminants.
Thèse Doc. Ing. Paris.

SMITH R.M., SWEENEY H.C., ROONEY J.R., KING K.W., MOORE W.E.G., 1956 - Stratifications and kinetic changes in the ingesta in the bovine rumen.
J. Dairy Sci., 39, 598.

SMITH R.M., 1959 - The development and function of the rumen in milk fed calves.
J. Agric. Sci., 52, 72.

SMITH R.M., 1961 - The dévelopment and function of the rumen in milk fed calves.
J. Agric. Sci., 56, 105.

SPERBER I., HYDEN S., EKMAN J., 1953 - The use of polyéthylene glycol as a reference substance in the study of ruminant digestion.
Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden, 20, 337.

SPERBER I., HYDEN S., EKMAN J., 1956 - Studies in ruminant digestion - VIIth Int. Congr. Anim. Husb. Madrid, Subject 6, 131.

STEWART W.E., NICOLAI J.H., 1964 - Abomasal fistula technique for calves.
J. Dairy Sci. 47, 654.

STEWART W.E., HENNING G.E., NICOLAI J.M., 1966 - Forestomach by pass surgery procedure.
J. Dairy Sci., 49, 1543.

STEVEN D.H., MARSHALL A.B., 1969 - Organisation of the rumen epithelium.
In : Phillipson A.T. ed., Physiology of digestion and metabolism in the ruminant - Oriel press, p. 80.

STEVENS C.E., 1969 - Fatty acid transport through the rumen epithelium.
In : Phillipson A.T. Ed., Physiology of digestion and metabolism in the ruminant.- Oriel Press, p. 101.

STOBO I.J.F., ROY J.H.B., GASTON J. HELEN, 1966 - Rumen development in the calf.
1 - The effects of diets containing different proportions of concentrates to hay on rumen development.
Brit. J. Nutr., 20, 171.

STOBO I.J.F., ROY J.H.B., GASTON J. HELEN, 1966 - Rumen development in the calf.
2.- The effects of diets containing different proportions of concentrates to hay on digestive efficiency.
Brit. J. Nutr., 20, 189.

STROZINSKI LEN L., CHANDLER P.T., 1971 - Effects of dietary fiber and acid detergent lignin on body fill of ruminating calves.
J. Dairy Sci., 54, 1491.

SUTTON J.D., Mc GILLIARD A.D., JACOBSON N.L., 1963 a - Functional development of rumen mucosa I - Absorptive ability.
J. Dairy Sci., 46, 426.

SUTTON J.D. Mc GILLIARD A.D., RICHARD MARLENE, JACOBSON N.L., 1963 b - Functional development of rumen mucosa - II. Metabolic activity.
J. Dairy Sci., 46, 530.

SWANSON E.W., HARRIS J.D. -1958 - Development of rumination in the young calf
J. Dairy Sci., 41, 1768.

SYKES J.F., MOORE L.A., CONVERS L.T., 1955 - Comparison of alfalfa hay and wilted alfalfa silage as a roughage for growing dairy heifers.
J. Dairy Sci., 38, 613.

TAMATE H., 1956 - The anatomical studies of the stomach of the goat - I. The post natal development of the stomach with special reference to the weaning and prolonged suckling.
Tohoku J. Agric. Res., 7, 209.

TAMATE H., 1957 - The anatomical studies of the stomach of the goat - II. The post natal changes in the capacities and the relative sizes of the four divisions of the stomach.
Tohoku J. Agric. Res., 8, 65.

TAMATE H., Mc GILLIARD A.D., JACOBSON N.L. GETTY R., 1962 a - The effect of various diets on the histological development of the stomach in the calf.
J. Dairy Sci., 45, 408.

TAMATE H., ISHIDA K., KONDO Y., DONDO F., HOSHINO T., TORYU Y. 1962 b - Studies on the stomach growth of young dairy calves - I. The forestomach growth in the young dairy calves fed on hay or dried native grass as roughage and on starter.
Tohoku J. Agric. Res., 13, 351.

TAMATE H., Mc GILLIARD A., JACOBSON N.L., GETTY R., 1964 - The effects of various diets on the histological development of the stomach in the calf.
Tohoku J. Agric. Res., 14, 171.

THIVEND P., 1963 - Etude du rôle de l'amylase pancréatique dans la digestion de l'amidon chez le veau préruminant.
Communication personnelle.

THOMAS J.W., SYKES J.F., MOORE L.A., 1959 - Comparison of alfalfa hay and alfalfa silage alone and with supplements of grain, hay or corn silage for growing dairy calves.
J. Dairy Sci., 42, 651.

THOMPSON G.B., KINTNER L.D., PFANDER W.H., 1958 - Some effects of ration preparation on alterations of the rumen mucous membrane.
J. Anim. Sci., 17, 1220.

TILLEY J.M.A., DERIAZ R.E., TERRY R.A., 1960 - The in vitro measurement of herbage digestibility and assessment of nutritive value.
Proc. VII th Int. Grassl. Congress., 533.

TISSERAND J.L., ZELTER S.Z., 1965 - Essai de normalisation d'une technique de mesure de la digestion des fourrages in vitro "rumen artificiel".
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 5, 101.

TISSERAND J.L., 1968 - L'utilisation des fourrages conservés par les ruminants.
B.T.I., 226, 87.

TRAUTMANN A., 1932 - Bieträge zur Physiologie des Wiederkäuermageus.- I. Mitteilung, der Einfluss der Nahrung auf die Ausbildung der Vormagen beim judendlichen Wiederkäuer.
Arch. Tierenähr. u. Tierzucht, 7, 400.

TRAUTMANN A., FIEBIGER J., 1957 - Fundamentals of the histology of Domestic animals.
Ed. Comstock - New York.

TSUDA T., 1957 - Studies on the absorption from the rumen - I. Surgical operation of forming the miniature rumen.
Tohoku J. Agric. Res., 7, 231.

VAN KEUREN R.W., HEINEMANN W.W., 1962 - Study of a nylon bag technique for in vivo estimation of forage digestibility.
J. Anim. Sci., 21, 340.

VAN SOEST P.J., 1963 a - Use of detergents in the analyses of fibrous feeds.- I. Preparation of fiber residues of low nitrogen content.
J. Ass. Official. Anal. Chem., 46, 825.

VAN SOEST P.J., 1963 b - Use of detergents in the analyses of fibrous feeds - II. A rapid method for determination of fiber and lignine.
J. Ass. Official. Anal. Chem., 46, 829.

VAN SOEST P.J., WINE R.H., 1967 - Use of detergents in the analysis of fibrous feeds.- IV - The determination of plant cell-wall constituents.
J. Ass. official Chem., 50, 50.

VESSEREAU A., 1960 - Recherche et expérimentation en agriculture - Nouvelle Encyclopédie Agricole.
Tome II.- Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. J.B. Baillière et fils, Editeurs, Paris.

VISEK W.J., 1968 - Some aspects of ammonia toxicity in animal cells.
J. Dairy Sci., 51, 286.

WALDO D.R., MILLER R.W., ODAMOTO M., MOOR L.A., 1965 - Ruminant utilization of silage in relation to hay, pellets and hay plus grain. I. Composition, digestion, nitrogen balance intake and growth.
J. Dairy Sci., 48, 910.

WALKER D.M., SIMMONDS R.A., 1962 - The development of the digestive system of the young animal - VI. The metabolism of short-chain fatty acids by the rumen and caecal wall of the young lamb.
J. Agric. Sci., 59, 375.

WARDROP D., 1960 - The post natal growth of the visceral organs of lambs - II. Effet of diet on growth rate, with particular reference to the parts of the alimentary tract.
J. Agric. Sci., 55, 127.

WARDROP I.D., 1961a - Some preliminary observations on the histological development of the fore-stomachs of the lamb 1.- Histological changes due to age in the period from 46 days of foetal life to 77 days of post natal life.
J. Agric. Sci., 57, 335.

WARDROP I.D., 1961 b - Some preliminary observations on the histological development of the fore-stomachs of the lamb.- 2. The effects of diets on the histological development of the fore-stomachs of the lamb during post natal life.
J. Agric. Sci., 57, 343.

WARNER R.G., BERNHOLD H.F., GRIPPIN C.H., LOOSLI J.K., 1953 - The influence of diet on the development of the ruminant stomach.
J. Dairy Sci., 36, 599.

WARNER A.C.I., 1956 - Criteria for establishing the validity of in vitro studies with rumen microorganisms in so-called artificial rumen systemes.
J. Gen. Microbiol., 14, 733.

WARNER R.G., FLATT W.P., LOOSLI J.K., 1956 - Dietary factors influencing the development of the ruminant stomach.
J. Agric. Food Chem., 4, 788.

WARNER R.G., 1961 - Is hay required to development rumen.
J. Dairy Sci., 44, 1177.

WELLER R.A., GRAY F.V., PILGRIM A.F., JONES G.B., 1967 - The rates of production of volatile fatty acids in the rumen. Aust. J. Agric. Res., 18,,107.

WESTON R.H., HOGAN J.P., 1968 - The digestion of pasture plants by sheep. I - Ruminal production of volatile fatty acids by sheep offered diets of Ryegrass and forage oats. Aust. J. Agric. Res., 19, 419.

WHITE G.C., KUELLING J.A., 1919 - Experiments in calf feedings = corn silage ; whole milk dilutions. Conn. (storrs) Agric. Expt. Sta. Bull., 102, 136.

YOSHIDA J., 1963 - Studies on the toxicity of urea and its control - 8. Influence of pH on ammonia absorption from the rumen. Japan J. Zootech. Sci., 34, 328.

YOUNG J.W., RAMSEY H.A., WISE G.H., 1960 - Effects of age and diet on the secretion of pregastric esterase in calves. J. Dairy Sci., 43, 1068.

ZELTER S.Z., LEROY F., 1958 a - Azote uréique et activité bactérienne in vitro au niveau du rumen. Ann. Zoot., 7, 173 et 185.

ZELTER S.Z., SALOMON M., 1959 - La conservation par ensilage d'une luzerne en vert. Ann. Zoot., 11, 447.

ZELTER S.Z., 1960 - Fermentative behaviour of lucerne ensiled by different methods. Proc.VIII th Int. Grassl. Congress, 505.

-:-

Académie de Paris

Université de Paris VI
4 place Jussieu
75230 PARIS - CEDEX 05

Service de la Scolarité
Bureau des Enseignements
du 3e cycle

-:-

Téléphone : 336-25-25
325-12-21

P E R M I S D ' I M P R I M E R

DOCTORAT : DOCTORAT ES SCIENCES

THESE DE : SCIENCES NATURELLES

Nom : Monsieur CANDAU

Prénoms : Michel

Né le 27 août 1943 à Toulouse (Haute-Garonne)

1ère THESE : "Stimulation physico-chimique et développement du rumen".

PRESIDENT : M. PASCAUD

EXAMINATEURS : M. BEAUMONT
M. RUCKEBUSCH
M. DELAGE
M. ZELTER

Vu et approuvé
Paris, le 27 novembre 1972
Le Président de
l'Université de PARIS VI :

Signé : M. HERPIN